ISSN 1346-9894

水研センター研報
Bull.Fish.Res.Agen.

水産総合研究センター
研究報告

15

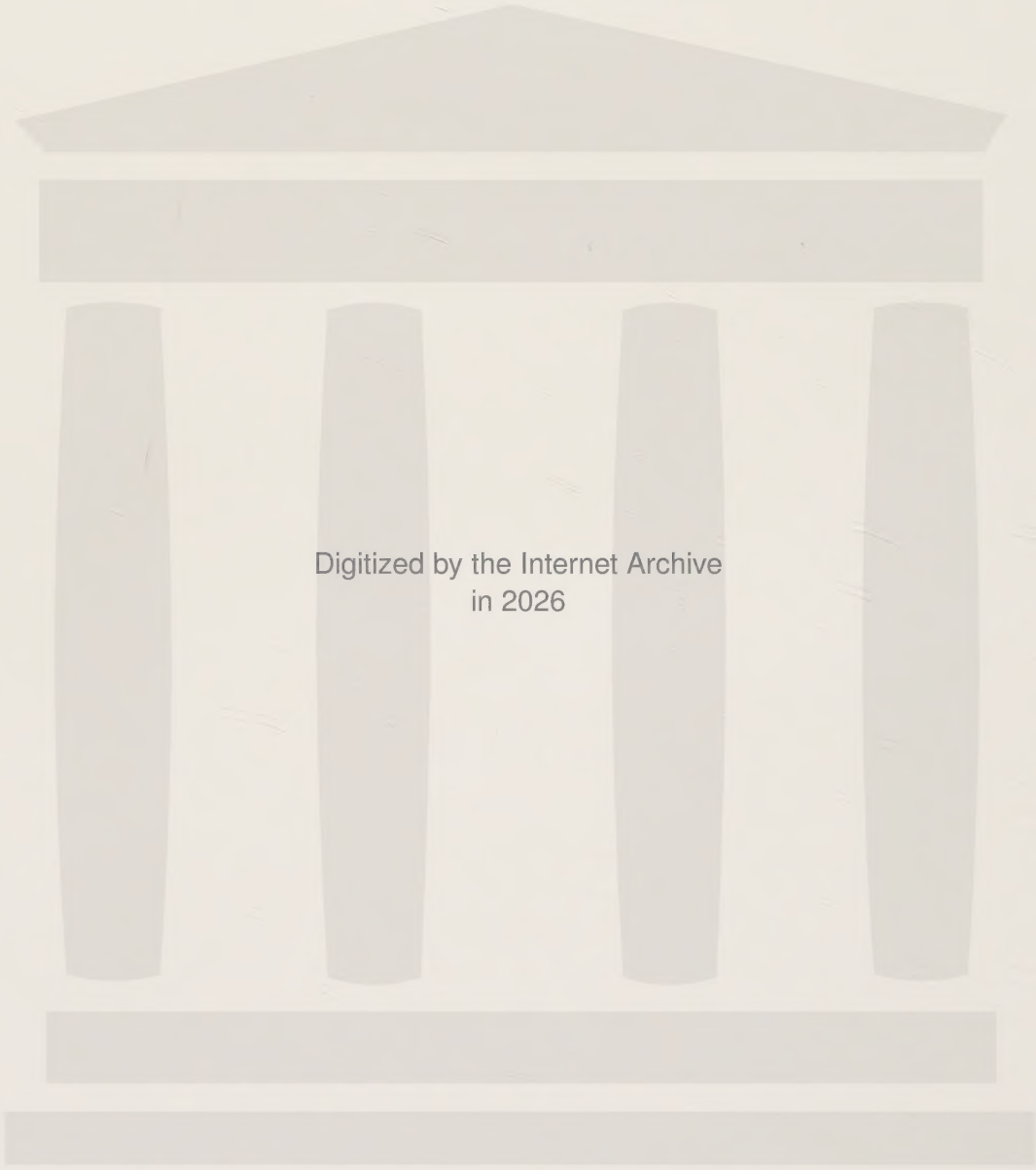
平成17年12月

BULLETIN OF
FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. 15
December 2005

Library
Pacific Islands Fisheries Science Center
Nat'l Marine Fisheries Service
2570 Dole St. Honolulu, HI 96822-2396
Received 7 July 2006

独立行政法人 水産総合研究センター
神奈川県横浜市
FISHERIES RESEARCH AGENCY
Yokohama, Kanagawa, Japan



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/bulletin-japan-fisheries-research-education-agency_2005-12_15

水産総合研究センター研究報告

第15号　　平成17年12月

目　　次

(報　文)

奥日光湯川におけるキャッチアンドリリース（C＆R）制導入効果
北村章二・生田和正・鹿間俊夫・中村英史・鈴木幸成・棟方有宗 …… 1

(技術報告)

はえなわ操業における小型水深水温計 SBT－500観測データのデータベース化
松本隆之・余川浩太郎・稲掛伝三・水野恵介・石原靖文 …… 11

(博士号論文)

広島湾における褐藻アカモクのフェノロジーとその個体群間分化に関する研究
吉田吾郎 …… 27

(和文要旨) …… 127

水研センター研報，第15号，1－10，平成17年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 15, 1-10, 2005

報　文

奥日光湯川におけるキャッチアンドリリース（C＆R）制の導入効果

北村章二[*1]・生田和正[*1]・鹿間俊夫[*1]・中村英史[*1]・鈴木幸成[*2]・棟方有宗[*3]

Effects of catch-and-release (C&R) regulation in the Yukawa River

Shoji KITAMURA [*1], Kazumasa IKUTA [*1], Toshio SHIKAMA [*1], Hidefumi NAKAMURA [*1], Yukinari SUZUKI [*2] and Arimune MUNAKATA [*3]

Abstract In the Yukawa river, Nikko, Japan, catch-and-release (C&R) regulation has been adopted in all the fishing area since 2002. A questionnaire to the anglers was conducted throughout the fishing season (May 1 to September 30) in 2002 and 2003 to examine the effect of C&R regulation on sustaining brook trout (*Salvelinus fontinalis*) stocks. Compared to 2001, the numbers of angler were increased in 2002 and 2003, by 27.4% and 34.2%, respectively. Among the 3 angling methods (fly, lure, bait), the percentage of fly-fisher, who had supposedly practiced C&R even before 2002, has increased in 2002 and 2003, by 20.5% to 83.8% and by 24.8% to 88.1%, respectively. Catch rate (number of fish caught/angler-hour) in 2002 and 2003 has also increased by 0.03 to 1.05 and by 0.19 to 1.21, respectively. Brook trout populations were found to remain abundant even after the fishing season by mark-recapture method (Petersen's method). These results indicate that C&R regulation in the Yukawa river, which was accepted favorably by the anglers without serious troubles, was effective to sustain brook trout stocks.

Key words: recreational fishing, brook trout, questionnaire, catch-and-release

最近我が国でも遊漁資源管理の一手法として，釣った魚を持ち帰らず再放流するキャッチアンドリリース（C&R）の区間を設定する河川が増えてきている（田中，2003）。これに伴い，試験池や天然河川においてC&Rの効果を検証する実験も行われるようになり，釣獲から再放流までの魚の扱いが適正であればC&Rは資源を維持する手法として効果的であることが示されている（坪井ら，2002；山本ら，2002；土居ら，2004）。しかしながら，C&R制が実際に適用されている河川において，その効果や遊漁実態について調査された例は極めて少ない（加地ら，2002；大浜ら，2002a；大浜ら，2002b）。

奥日光の湯川は，湯の湖，中禅寺湖などとともに我が国のスポーツフィッシング発祥の地であり，歴史ある淡水マス類遊漁場である（福田，2000）。湯川は2001年度の調査結果（北村ら，2004）や釣魚者からの要望なども踏まえ，2002年度より全域C&R制を導入している。

本研究は奥日光の河川湖沼をモデルに内水面遊漁管理技術開発を目指す研究の一環として，湯川における遊漁の実態把握やC&Rによる魚類資源維持効果の判定などを目的に行ったものである。

2005年3月4日 受理　(Received on March 4, 2005)
[*1]中央水産研究所内水面研究部 〒321-1661 栃木県日光市中宮祠2482-3 (Freshwater Fisheries Research Division, National Research Institute of Fisheries Science, 2482-3 Chugushi, Nikko 321-1661, Japan)
[*2]株式会社地球丸　〒105-0004 東京都港区新橋6-14-5 (The Whole Earth Publication Co. Ltd., 6-14-5 Shimbashi, Minato, Tokyo 105-0004, Japan)
[*3]宮城教育大学教育学部　〒980-0845 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉149 (Science Education Division, Miyagi University of Education, Aoba, Sendai, Miyagi 980-0845, Japan)

調査方法

調査場所

調査対象の湯川は日光国立公園内に位置しており，湯の湖から流出し，戦場ヶ原湿原を通り，中禅寺湖へ注ぐ全長約11.2kmの一級河川である（Fig. 1）。景観上大きく３つの区域に分けられ，①～③区が渓流域，④～⑧区が湿原域，⑨，⑩区が渓流域の様相を呈している。元来，湯の湖，湯川，中禅寺湖等の奥日光水域には魚類が生息していなかったといわれているが，湯川には1902年にアメリカから導入したカワマス（*Salvelinus fontinalis*）が放流され定着している。湿原内を流れる特徴的な河川環境と自然繁殖した美しいカワマスが釣れることで，湯川は多くの人から愛されている。

湯川は地元の漁業協同組合が管理する一般の釣り場と異なり，湯の湖とともに独立行政法人水産総合研究センター（以下水研センター）の利用する研究水面として水産庁が所有し，全国内水面漁業協同組合連合会（以下全内漁連）日光支所が水研センターの委託を受け，研究協力業務の一環として釣り場管理を行っている。釣魚期間は５月１日～９月30日まで，釣魚区間は湯滝下から竜頭の滝上流部までであるが，途中戦場ヶ原湿原内の一部は魚類資源保護および湿原保護のため禁漁区間となっている（Fig.1）。釣魚対象魚種はカワマス，ニジマス（*Oncorhynchus mykiss*），ヒメマス（*O. nerka*），ホンマス（*O.masou masou* と *O.masou subsp.* の交雑種）である。このうちカワマスは天然繁殖魚の他，成魚放流によるものであるが，それ以外の魚種は湯の湖から降下してくるものである。

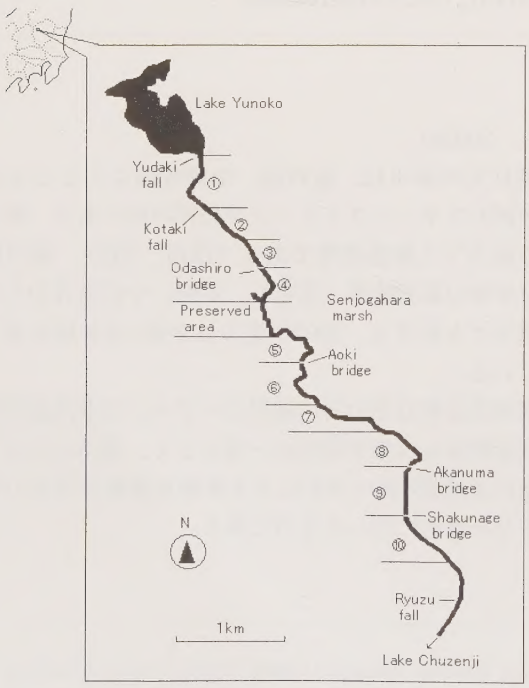


Fig. 1.　Fishing area of the Yukawa River. The area is divided into 10 sub-areas in this study.

調査は2002年度と2003年度に行った。なお，釣魚者数および放流尾数等のデータは全内漁連より提供された。

放　流

2002年度のカワマス成魚の放流は原則として週１回，金曜日の午後に①区を除く数ヶ所で行われた（期間中計1,000kg，6,559尾，平均体重119.6～846.6g）。2002年度の放流尾数はC&R制導入前の2001年度の約45%であった。

また，2002年５月24日，６月21日，７月19日，８月16日，及び９月13日には平均体重132.2～171.4gのカワマスを１群140尾ずつ，４ヶ所（小滝上流①区，小田代橋下④区，青木橋下⑥区，赤土手下流⑦区：Fig.1）に放流した。魚は放流場所毎に個体識別可能な番号を記した４色（黄，白，青，赤）のアンカータグにより標識した。

2003年度は，釣魚期間前の４月28日（100kg，863尾，魚体重103.1～217.1g）と釣魚期間中の５月21日（63.5kg，300尾，魚体重103.1～217.1g）の２回のみ，⑦および⑧区にて成魚放流を行った。放流尾数は2001年度の約８%であった。

釣魚者へのアンケート調査

調査は2002および2003年度ともに，釣魚期間中（５月１日～９月30日）に行った。釣魚者（釣り券購入者）全員に，釣魚月日，釣魚時間，釣魚方法（餌釣り，ルアー釣り，フライ釣り），釣獲魚種，釣獲尾数，釣獲場所（全釣魚区間を①から⑩の10区域に分けたもの（Fig.1））及び標識魚尾数等を質問項目としたアンケート用紙を配布して記入を依頼し，３ヶ所の釣り券売場（湯の湖釣り事務所，湯滝レストハウス，赤沼茶屋）もしくは釣り場に設置した回収箱にて回収し，解析に供した。

釣魚期間前後の資源量調査

調査は2002および2003年度ともに釣魚期間前後（４月および10月）に行った。　2002年度は，釣魚期間前の４月16日に湯滝下から小滝上までの区間（①区：Fig.1）において，電気ショッカー（Smith Route Co. Ltd., DC電圧300V）により魚類を採捕して体長（被鱗体長）測定及び天然魚，放流魚の識別後，鰭切除により標識し再放流した。なお，天然魚，放流魚の識別

は，鰭のスレ具合，体色，体高等により判断した。2日後の4月18日にも同様な採捕を行い，標識の有無を確認し，ピーターセン法（原田，2003）により各魚種毎の資源量推定を行った。釣魚期間後の10月15日及び17日にも同様の調査により推定資源量を求めた。また，河川延長25m毎に川幅を測定して表面積を求め，推定資源量を表面積で除して推定生息密度を求めた。

2003年度は，釣魚期間前（4月15～18日）と釣魚期間終了後（10月8，10，16，18日）に湯滝下から小滝上までの区間（①区：Fig. 1）及びヤツモモウラから赤沼橋までの区間（⑦，⑧区：Fig. 1）において2002年度と同様の調査を行い，推定資源量および推定生息密度を算出した。

2002年度釣魚期間後の釣獲調査

2002年度の釣魚期間終了時に，上記の電気ショッカーによる調査を行った①区を除くすべての区間において，釣獲調査を行った。調査は，2002年10月18日と23日に1区間1名ずつの調査員を配置してそれぞれ5時間ずつ行った。釣り方は餌釣りとし，釣獲後，直ちに体長測定，天然・放流魚の識別，標識の確認等を行い，釣獲された場所に放流した。

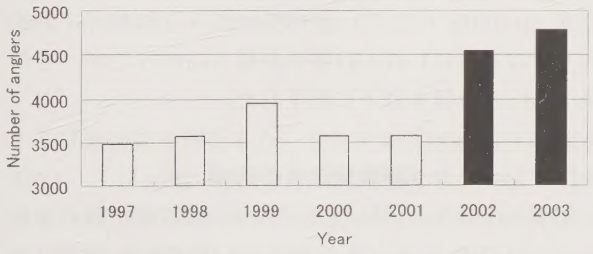


Fig. 2. Annual number of anglers in the Yukawa River in resent 7 years. White columns, before adoption of C&R regulation; black columns, after adoption of C&R regulation.

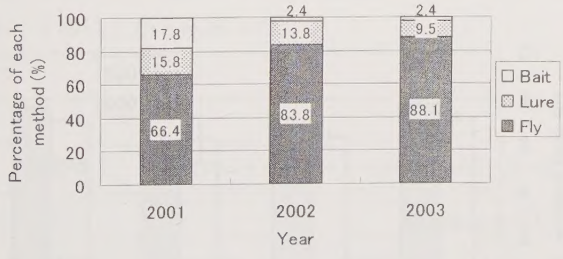


Fig. 3. Percentages of 3 angling methods (fly, lure, bait) before (2001) and after (2002, 2003) adoption of C&R regulation in the Yukawa River.

結　果

釣魚者へのアンケート調査

1）釣魚者数およびアンケート回答数

過去7年間の湯川の年間釣魚者数をFig.2に示した。C&R制導入後の2002，2003年度の釣魚者は，導入前の2001年度（3,574名）（北村ら，2004）よりそれぞれ980名（27.4%）および1,222名（34.2%）増えて4,554名および4,796名であった。

月毎の釣魚者数は，2002年度は6月が最高で1,020名，7月が最低で779名であった。2003年度は，6月が最高で1185名，8月が最低で787名であった。

回答数は，2002年度は611，2003年度は1,032で，回答率はそれぞれ13.42%および21.6%であった。

月毎では，2002年度は5月が358（回答率42.8%）と最も多かったが，その後は減少の一途をたどり，6月には約半数の183（回答率17.9%），7月は38（回答率4.9%），8，9月はそれぞれ8（回答率0.9%），10（回答率10.1%）となった。2003年度は，5月が最も多く335（回答率34.3%），その後6月は313（回答率26.4%），7月は163（回答率20.0%），8月は139（回答率17.7%），9月は82（回答率8.0%）と減少した。

回答者の釣り方別の割合は，2002，2003年度ともにフライ釣りが圧倒的に多く，2001年度の66.4%（北村ら，2004）からそれぞれ83.8%および88.1%に増加した（Fig.3）。ルアー釣りは2001年度の15.8%（北村ら，2004）からそれぞれ13.8%および9.5%に，餌釣りも2001年度の17.8%（北村ら，2004）からともに2.4%に激減した（Fig. 3）。

釣魚区間毎の釣り方別の回答数をFig. 4に示した。なお，餌釣りは2002，2003年度ともに回答数が少なかったので解析に供さなかった。

2002年度は，フライ釣りでは⑥区が最も多く，次いで⑦，⑤，⑧区の順であった。ルアー釣りでは⑦区が最も多く，次いで⑧，⑥区の順であった。全釣魚区間を戦場ヶ原内の湿原域5区間（④，⑤，⑥，⑦，⑧）とその上下流部の渓流域5区間（①，②，③，⑨，⑩）の2つに分けると，フライ釣りでは72%，ルアー釣りでは60.8%が湿原域を利用していた。

2003年度は，フライ釣りでは⑦区が最も多く，次いで⑧，③，⑥区の順であった。ルアー釣りでは②，③区が同数で最も多く，次いで⑦，⑧区と続いた。フライ釣りでは60.0%，ルアー釣りでは48.9%が湿原域を利用していた。

2）釣魚時間

釣り方別に1回の釣魚時間の平均を示したのがFig. 5である。

2002年度全体の平均は7.03時間であったが，フライ釣りが最も長く7.19時間，次いでルアー釣りが6.27時間，餌釣りは6.23時間で最も短かった。フライ釣りと餌釣り及びルアー釣りと餌釣りの間には有意差がなかったが，フライ釣りとルアー釣りの間には有意差（$p<0.05$, $t=2.3600$, $df=509$, Tukey-Kramer test）がみられた。

2003年度全体の平均は7.65時間であったが，フライ釣りが最も長く7.78時間，次いでルアー釣りが6.77時間，餌釣りは5.88時間で最も短かった。ルアー釣りと餌釣りの間には有意差がなかったが，フライ釣りとルアー釣り（$p<0.001$, $t=3.4550$, $df=885$）及びフライ釣りと餌釣り（$p<0.001$, $t=3.3468$, $df=885$）の間には有意差がみられた。

3）時間当たりカワマス釣獲率

月毎のカワマス釣獲率（1人1時間当たりの釣獲尾数）を釣り方別に示したのがFig. 6である。期間中を通した釣獲率は，2002年度全体では1.17，釣り方別には，フライ釣りが1.14，餌釣りが1.49，ルアー釣りが1.46で，餌釣りが最も高かったが，釣り方による釣獲率に有意差はなかった。月別には，フライ釣りでは6月に1.52と最も高かったが，その他はほぼ1前後で安定していた。餌釣りは5，6月のデータしか得られなかったが，5月には1.58と高かった。ルアー釣りも5月に1.67と最も高い値を示したが，その後徐々に減少した。

2003年度は，全体では1.21，釣り方別ではフライ釣りが1.20，ルアー釣りが1.20，餌釣りが1.83で，餌釣りが最も高かった。餌釣りとフライ釣りの釣獲率に有意差（$p<0.05$, $t=2.356$, $df=885$）がみられた。フライ釣りでは6月に1.47と釣獲率が最も高かったが，その後7，8，9月は1以下に低下した。

4）アンカータグ標識放流魚の再捕

2002年度の7月以降のアンケート回答数が極めて少なかったので，小滝上流（①区），小田代橋下（④区），青木橋下（⑥区）及び赤土手（⑧区）に放流したアンカータグ標識魚に関しては，5月24日放流分のみに関

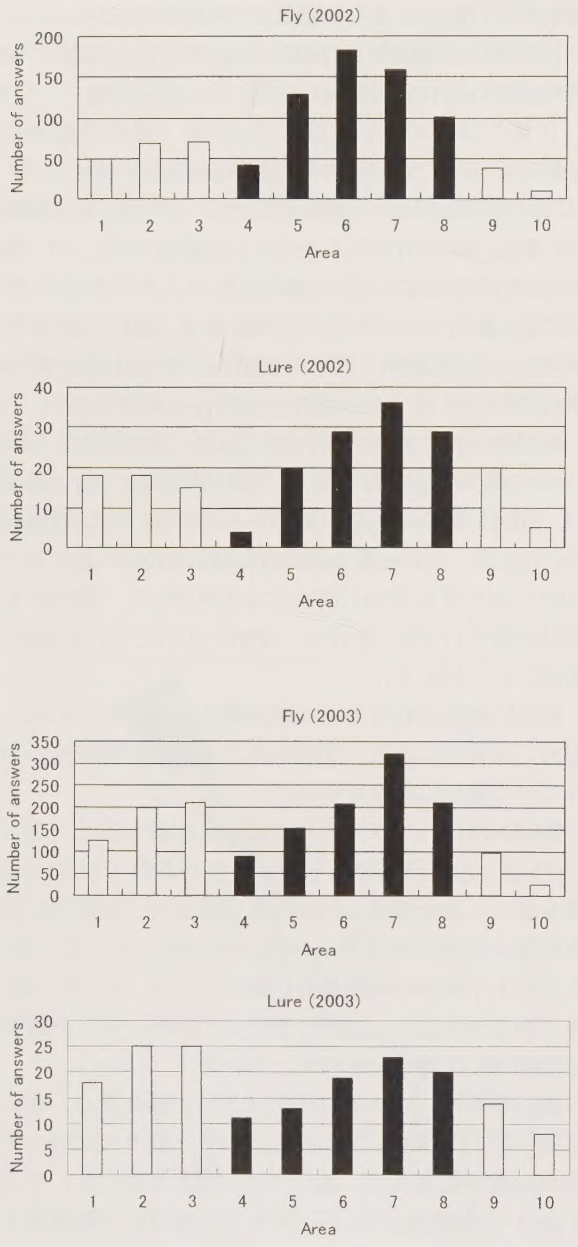


Fig. 4. Number of answers in each fishing area (1～10) in the Yukawa River in 2002 and 2003. Black columns, areas in the Senjogahara moor; white columns, mountain stream areas.

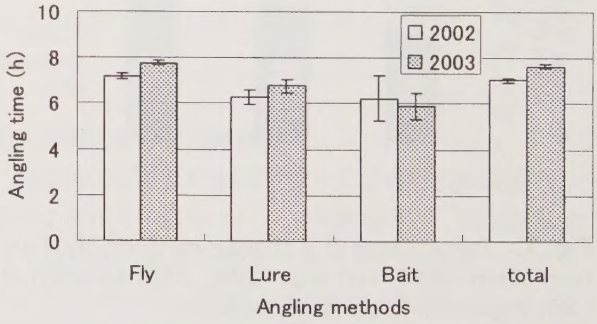
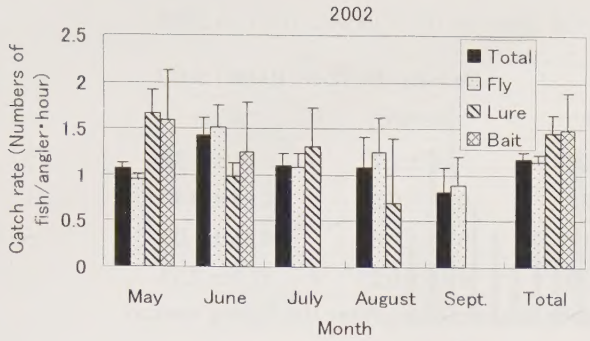


Fig. 5. Average angling time (hours) by 3 angling methods (fly, lure, bait) in the Yukawa River in 2002 and 2003. Vertical bars represent standard error.



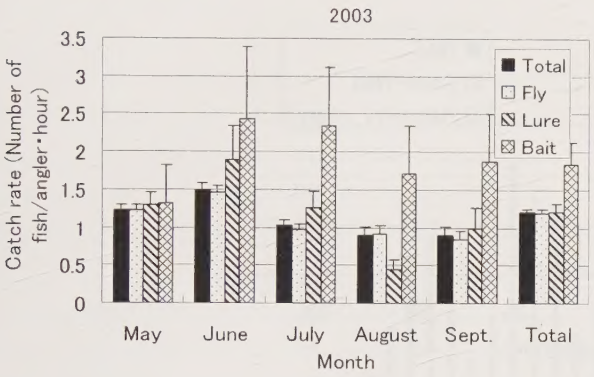


Fig. 6. Monthly catch rates (average number of fish caught by an angler in an hour) by 3 angling methods (fly, lure, bait) in 2002 and 2003. Vertical bars represent standard error.

する採捕報告を解析した。それぞれ①区42尾（再捕率30%），④区44尾（31.4%），⑥区53尾（37.9%），⑧区24尾（17.1%）の釣獲報告があった。標識魚の釣獲尾数と放流後の経過日数の関係をFig. 7に示した。いずれも放流した場所の周辺で多くが釣獲されており，放流後10日までに総釣獲尾数の52% が釣獲されていたが，中には最長で128日目に釣獲されたものもあった。また，同一個体が2回以上釣獲されたケースが22尾，3回以上が5尾あった。

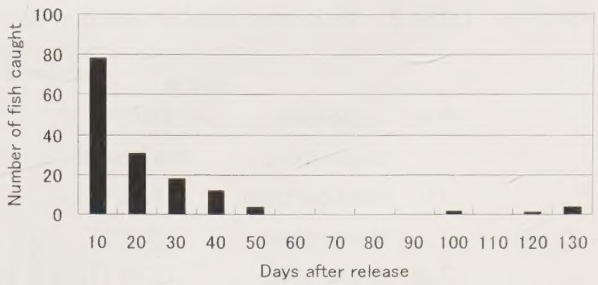


Fig. 7. Recapture of anchor-tagged brook trout released at the areas 1,4,6, and 7 (Fig.1) in 2002.

釣魚期間前後の資源量調査

1）2002年度推定資源量

2002年度①区における釣魚期間前後の魚種毎の推定資源量及び生息密度をTable 1に示した。カワマスの資源量は非常に豊富で，しかも釣魚期間後に資源量が増加していた。

釣魚期間前後のカワマスの体長組成をFig. 8に示した。釣魚期間前では約10cmと約20cmに，釣魚期間後には，約9cm，約17～18cmおよび約22cmにそれぞれピークがみられた。

また，カワマスは釣魚期間前には76.5%が天然魚，22.8%が湯の湖に稚魚放流したもの（脂ビレ切除標識），0.7%が成魚放流したものであった。釣魚期間後にはほぼ100% が天然魚であった（Fig. 8.）。

釣魚期間後の調査時に採捕された魚には釣魚期間前の調査時に標識（右腹ビレ切除）されたものも含まれており，それらは全て体長12cm以上であった。そこで，釣魚期間前に資源量推定の対象となった全てのカワマスが釣魚期間後の資源調査時には体長12cm以上に成長していたとみなし，釣魚期間後の推定資源尾数とその時の体長組成からそのサイズの魚の生息尾数を求めると釣魚期間前の2367±248尾に対して約90.9%の2151±173尾と推定された。

Table 1. Estimated number and density of salmonid fishes in the Yukawa river in 2002

		Number±C.I		Density (Number/100㎡)±C.I.	
Area	Species	Before	After	Before	After
①	Brook trout	2367±248	3516±282	27.79±2.91	41.27±3.31
	Rainbow trout	133±47	38±24	1.56±0.55	0.45±0.28
	Masu salmon	239±94	129±57	2.81±1.10	1.51±0.67

Before, Before the fishing season; After, After the fishing season
C.I., 95% Confidence interval

Table 2. Estimated number and density of salmonid fishes in the Yukawa river in 2003

		Number±C.I.		Density (Number/100㎡)±C.I.	
Area	Species	Before	After	Before	After
①	Brook trout	3057±236	4306±283	36±2.77	51±3.32
	Rainbow trout	74±19	21±37	0.87±0.22	0.24±0.43
	Masu salmon	566±68	558±175	6.64±0.80	6.55±2.05
⑦⑧	Brook trout	743±172	1388±277	6.75±0.23	12.6±2.52

Before, Before the fishing season; After, After the fishing season
C.I., 95% Confidence interval

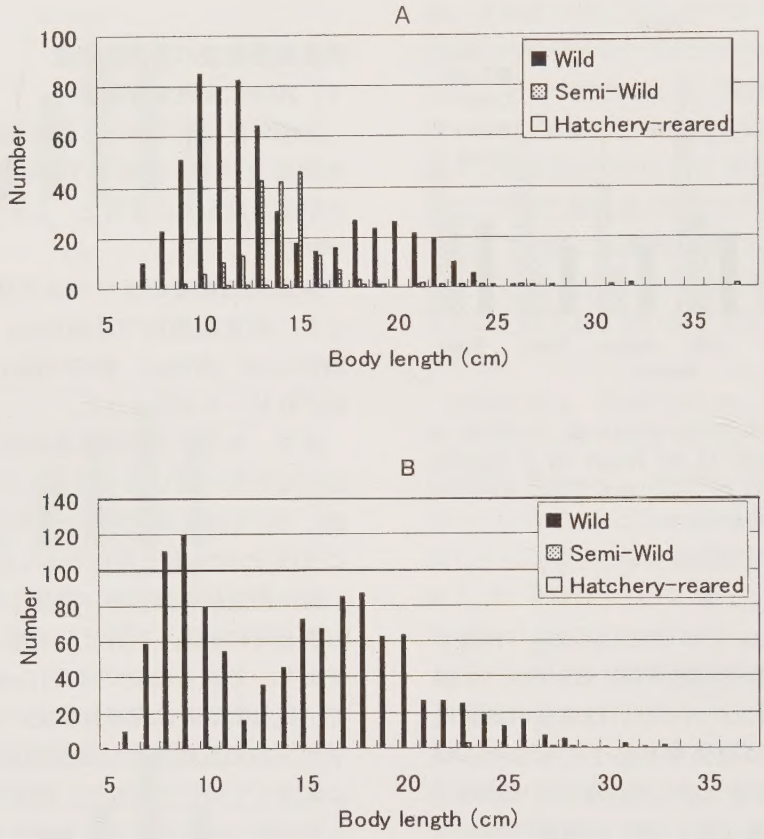


Fig. 8. Frequency distribution of body length (scale length) of brook trout sampled in the area 1 (Fig.1) just before (A) and after (B) the fishing season in 2002. Wild, naturally reproduced in the Yukawa River; Semi-wild, released as fry in Lake Yunoko; hatchery-reared, released as adult that had been raised in ponds.

2）2003年度推定資源量

2003年度①区における釣魚期間前後の魚種毎の資源量及び生息密度を Table 2 に示した。2002年度同様，カワマス資源量は非常に豊富で，釣魚期間後には資源量が増加していた（Table 2）。

釣魚期間前後のカワマスの体長組成は2002年度とほぼ同様であった。

釣魚期間前には82.2%が天然魚，10.0%が湯の湖に稚魚放流したもの，7.8%が成魚放流したものであった。釣魚期間後にはほぼ100% が天然魚であった。

2002年度と同様に釣魚期間後の生息尾数を求めると，釣魚期間前の推定資源量3057±236尾に対して約75.5% の2308±178尾と推定された。

⑦，⑧区は，釣魚期間前後ともカワマスのみ生息していた。①区と比較すると資源量は極めて少なかったが，①区と同様に釣魚期間前よりも釣魚期間後に資源

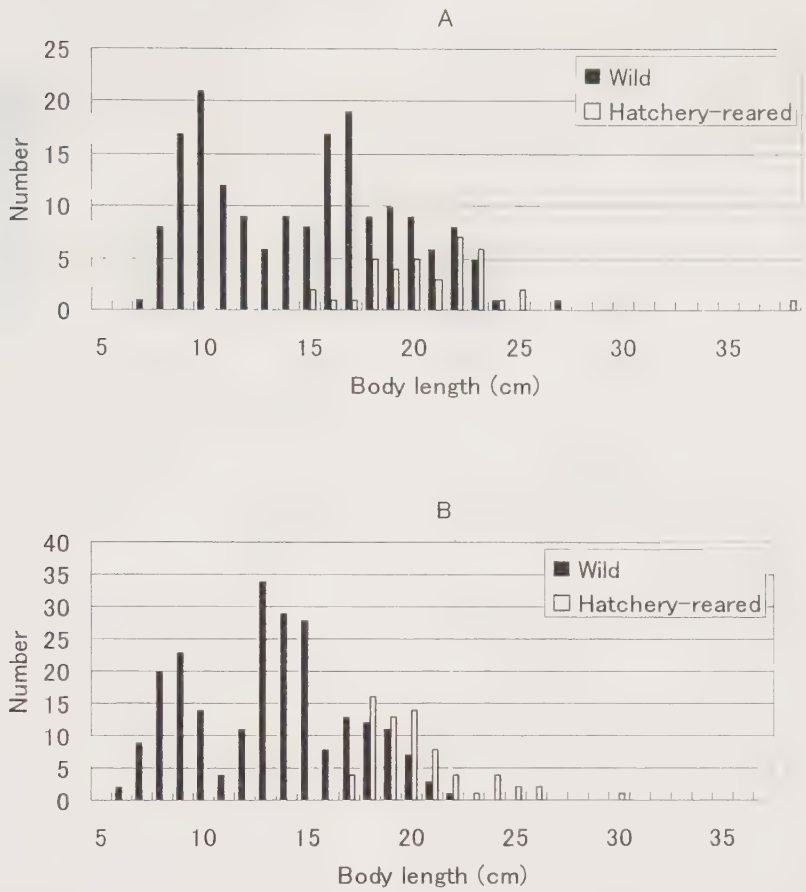


Fig. 9. Frequency distribution of body length (scale length) of brook trout sampled in the areas 7 and 8 (Fig. 1) just before (A) and after (B) the fishing season in 2003.

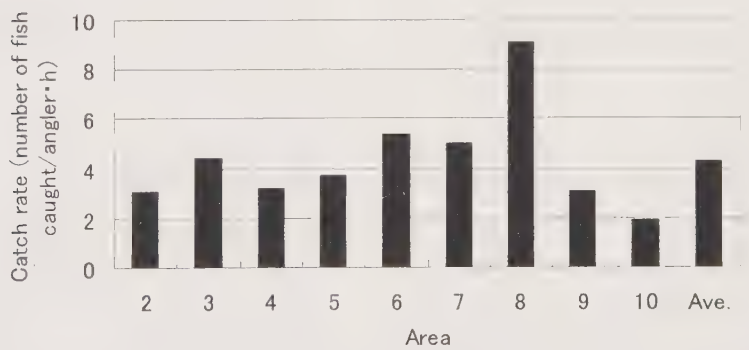


Fig. 10. Catch rates of brook trout in the test angling just after the fishing season in 2002.

量が増加していた（Table 2）。

釣魚期間前後のカワマスの体長組成を Fig. 9 に示した。釣魚期間前には82.2% が天然魚，17.8% が成魚放流したものであった。釣魚期間後は76.9% が天然魚，23.1% が放流魚であった。

①区と同様に⑦，⑧区においても，釣魚期間前に資源量推定の対象となった魚が釣魚期間後の資源調査時に全て体長12cm 以上に成長していたとみなし，釣魚期間後の推定資源尾数とその時の体長組成からこのサイズの生息尾数を求めると732±156尾となり，釣魚期間前の推定資源尾数743±172尾とほとんど変わらなかった。

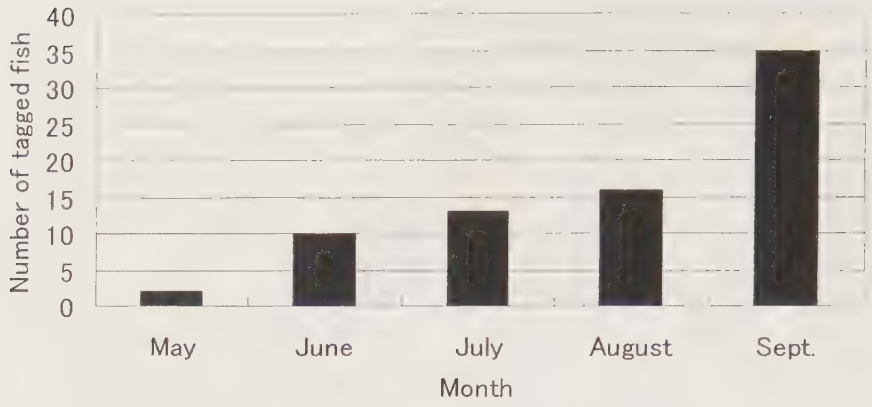


Fig. 11. Numbers of anchor-tagged brook trout recaptured in the test angling just after the fishing season in 2002. Months along X-axis show when the recaptured fish had been released.

3）2002年度釣魚期間前～釣魚期間後のカワマス生残率

①区の2002年度釣魚期間後の資源調査では，２日間で計2024尾のカワマスが採捕された。そのうち，釣魚期間前の資源調査で右腹鰭切除標識した個体が251尾含まれており，全採捕尾数に対する割合は12.4% であった。この割合を釣魚期間後の推定資源尾数3516±282に乗じて釣魚期間前の資源調査時に標識した個体の生残尾数を求めたところ，436±35尾と推定された。釣魚期間前の資源調査時の標識個体実数が820尾なので，生残率は53.2% と推定された。

4）2002年度釣魚期間後～2003年度釣魚期間前のカワマス生残率

①区の2003年度釣魚期間前の資源調査では２日間で計1825尾のカワマスが採捕された。そのうち，2002年度釣魚期間後の資源調査で左腹鰭切除した個体が303尾含まれており，全採捕尾数に対する割合は16.6% であった。この割合を2003年度釣魚期間前の推定資源尾数3057±236に乗じて標識個体の生残尾数を求めたところ，508±39尾と推定された。2002年度釣魚期間後の資源調査時の標識個体実数が1126尾なので，生残率は45.1% と推定された。

5）2003年度釣魚期間前～釣魚期間後のカワマス生残率

①区の2003年度釣魚期間後の資源調査では２日間で計2056尾のカワマスが採捕された。そのうち，2003年度釣魚期間前に尾鰭上部切除標識した魚が121尾含まれており，その割合は5.89% であった。この割合を2003年度釣魚期間後の推定資源尾数4306±283に乗じると、標識個体生残尾数は254±16尾と推定された。2003年春の標識個体実数が1226尾なので生残率は20.7% と推定された。

⑦，⑧区の2003年度釣魚期間後の資源調査では２日間で計587尾のカワマスが採捕された。そのうち，2003年度釣魚期間前に右腹鰭切除した標識魚が42尾含まれており，その割合は7.16% であった。この割合を2003年度釣魚期間後の推定資源尾数1388±277尾に乗じると、標識個体生残尾数は99±20尾と推定された。2003年度釣魚期間前の標識個体実数が214尾なので生残率は46.4% と推定された。

2002年度釣魚期間後の釣獲調査

調査区毎の釣獲率（１人１時間当たりの釣獲尾数）をFig10に示した。釣獲率は全体に非常に高く，最高は８区の9.1，最低は10区の1.9，全体の平均値は4.32であった。釣魚期間中にアンカータグ標識放流された魚も釣獲されており，それらの放流された月別に釣獲尾数を示したのがFig.11である。９月に放流された魚が最も多く半数近くを占めており，放流月が早いほど釣獲尾数が少なかったが，５月に放流された魚もわずかながら釣獲されていた。

考　察

全域をC&R制とした2002年度は，釣魚者数の減少が懸念されたが，結果的には逆に2001年度よりも大幅（27.4%）に増加し，2003年度もさらに増加（34.2%）した。

アンケートによると，釣り方別ではフライ釣りが圧倒的に多かった。元々湯川においてはフライ釣り愛好

者が多く，2001年度の調査（北村ら，2004）でもフライ釣りの割合は63.3%あったが，2002，2003年度にこの割合は83.8%, 88.1%とさらに大幅に増加した。

これらのことは，湯川の全区域がC&R制となったことにより，元々これを励行してきた常連のフライ釣り愛好者はこれを歓迎して以前よりもさらに回数を重ねて足を運ぶようになる一方，餌釣りの釣魚者はC&Rに馴染みがなく激減したことによるものと考えられる。

加地ら（2002）によると，山梨県小菅川においてもC&R区間設定後に遊漁者の数が激増したが，そこでもフライ釣りの割合が高く全体の75.5%を占めていたという。

C&R制導入に伴い2002年度は成魚放流量を約45%，2003年度は同じく約8%に激減させたにもかかわらず，全体の釣獲率は2001年度の1.02（北村ら，2004）から2002年は1.17, 2003年は1.21と上昇していた．このことも釣魚者数を大幅に増加させる大きな一因となったものと思われる

釣魚区域別にみると，2002，2003年度ともに2001年度（北村ら，2004）と同様，フライ釣りは戦場ヶ原湿原内の中流域を主に利用していたが，2003年度には②，③区のような上流域を利用する割合も高まっていることがわかった。中流域がフライ釣り人に好まれるのは，フライ釣り人の憧れるいわゆるチョークストリーム風のゆるやかな流れであることや，2001年度までフライ釣り専用区間が中流域の一部（⑤，⑥区）に設定されていたことなどによるものと思われる。一方2003年度にフライ釣り人が上流域を利用する割合が高まった理由としては主に次の2つのことが考えられる。1つにはこれまで上流域を主に利用していた餌釣り人（北村ら，2004）がC&R制導入によって極端に少なくなったため，フライ釣り人が利用しやすくなったこと．もう1つは，成魚放流量を激減させたため，魚影が薄く釣果の上がりにくかった中流域から魚の豊富な上流域にフライ釣り人が釣り場範囲を広げていったと推測されることである。

釣魚時間は全体にC&R制導入前よりも長くなった。C&R制導入前の2001年度は6.6時間であった（北村ら，2004）ので，2002年度はこれよりも約26分，2003年度は1時間以上も長くなっていた．このような釣魚時間の増加は上述の釣獲率の上昇と関連しているのかも知れない。釣り方別にみると，フライ釣りでは，2001年度（北村ら，2004）同様，2002および2003年度においても釣魚時間が最も長かったが，釣獲率は最も低かった。フライ釣り人は釣果が少なくても釣りという行為そのものを楽しむ傾向にあることがうかがわれる。

最上流部①区におけるカワマスの資源量は2002, 2003年度ともに極めて豊富で，この区域では2002年度のアンカータグ標識魚以外には全く放流が行われていないにもかかわらず，釣魚期間前よりも釣魚期間後に資源量がやや増加していた。

これは，C&R制導入により釣魚による資源の減耗が極めて少なくなったことに加え，天然若年魚の新規加入，さらには湯の湖からの降下による資源の添加などが資源量の増加をもたらしたものと思われる。

たとえば，2002年度釣魚期間前の体長組成を示したFig.8Aでみられた10cmと20cmのピークはそれぞれ1'魚と2'魚と思われるが，これらは釣魚期間後(Fig.8B)にはそれぞれ17cmと22cmのピークに成長し，新たに体長約9cmにピークのある0'魚と思われる年級群の加入があったと判断される

①区において2002年度釣魚期間前～釣魚期間後の生残率が53.2%と推定されたにもかかわらず，新規加入と想定される体長12cm未満の群を除いた釣魚期間後の推定資源量（2151±173尾）が釣魚期間後の推定資源量（2367±248尾）の90.9%もあったことから，へい死や下流への移動などによる減耗は，上流の湯の湖からの魚の降下により補填されているものと考えられる。

また，2002年度釣魚期間後～2003年度釣魚期間前の生残率が45.1%と推定されたにもかかわらず，2003年度釣魚期間前の推定資源尾数（3057±236尾）が2002年度釣魚期間後の推定資源尾数（3516±282尾）の86.9%もあったことから，釣魚期間後から翌年の釣魚期間前の間にも湯の湖からの降下による相当数の資源供給があると考えられる。

ただし，電気ショッカーで採捕され，鰭切除標識された魚の生残率がそれ以外の魚よりも相当に低いことも考えられ，このことが要因として存在する可能性も否定できない。

2003年度の①区における釣魚期間前～釣魚期間後の生残率は20.7%と推定され，2002年度の53.2%と比較して顕著に低かった．この原因としては，2003年度釣魚期間前の資源調査時の尾鰭上部切除による標識の多くが釣魚期間後の調査時には鰭の再生等により見落されていた可能性が考えられた。

2002年度には中流部湿原域の⑦，⑧区においてのみ相当数の成魚放流が行われていたこともあり，釣魚期間後の釣獲調査では⑧区における釣獲率が最も高かった。C&R導入前数年間の釣獲調査（北村ら未発表）によると、釣魚期間後には上流部の①②③区以外は釣獲率が1以下と低かったことから、2002年度の釣魚期間後の釣獲調査における釣獲率の高さはC&Rにより

魚が残された効果と思われる。しかしながら，翌春の釣魚期間前の電気ショッカーによる資源量調査では，この区域でのカワマス資源が顕著に減少していることが明らかとなった。この区域では釣魚期間後の冬期間には餌生物が少なくなるため，ほとんどの魚が上下流に移動してしまっている可能性が考えられる（北村，2000）。

一方2003年度の釣魚期間後の資源調査では，釣魚期間前の資源調査時に鰭切除した標識魚の生残率が46.4%であったにもかかわらず，体長12cm未満の新規加入と想定される群を除いた資源量（732±156尾）が釣魚期間前（743±172尾）とあまり変わらなかったことから，⑦，⑧区においても釣魚期間中には上流域からの魚の移動による資源の供給が相当にあるものと見込まれる。

釣魚者やハイカー，漁場監視員等から得られた情報によると，2002, 2003年度ともに多くの場所で容易に目視できるほど魚が豊富であったという。C&R制導入により湯川全域でカワマス資源量が維持されたことによるものと思われる。

2002年度にアンカータグにより個体標識して放流した魚に関しては，10日以内に52%が釣獲されていたが，一度釣獲された魚がリリースされ，その後も複数回釣獲されていることを示す結果が得られた。これらのことは，大浜ら（2002a）の山梨県小菅川C&R区間における調査結果と同様であった。

湯川におけるC&R制の導入は，一部に魚を持ち帰る者がみられたものの，大きな混乱なく釣魚者にも好意的に受け入れられ，カワマス資源の維持にも大きく貢献したものと思われる。今後は特に，釣魚者に人気は高いものの，上流域に比して資源量が少なく，釣獲率も低いと推測される湿原域の適切な漁場管理を検討するための調査を行う必要がある。

謝　辞

アンケート調査に御協力いただいた多くの湯川愛好家の方々に厚く御礼申し上げる。全国内水面漁業協同組合連合会日光支所職員遠藤祐二氏及び鈴木正和氏には標識放流の作業やアンケートの回収等で多大な御協力をいただくとともに，湯川釣り事業に関する貴重な資料及び情報の提供をいただいた。また，釣魚期間前後の資源調査では，北里大学及び日本大学4年生に協力いただいた。これらの方々に謝意を表したい。

文　献

土居隆秀・中村智幸・横田賢史・丸山　隆・渡辺精一・野口拓史・佐野祐介・藤田知文，2004：実験池においてキャッチアンドリリースされたイワナ，ヤマメの生残と成長．日本水産学会誌，**70** (5)，706-713.

福田和美，2001：日光鱒釣紳士物語，山と渓谷社，東京，pp.255.

原田泰志，2003：標識採捕による個体数推定法　その1　ピーターセン法，イワナ，ヤマメ，アマゴの増殖と管理，全国内水面漁業協同組合連合会，東京，pp.72.

加地弘一・大浜秀規・中浜志織，2002：小菅川キャッチアンドリリース効果調査－Ⅱ　～平成12年度・資源量調査～　山梨県水産技術センター事業報告，13-17.

北村章二，2000：湯の湖・湯川における遊漁研究．養殖研ニュース，**45**，16-18.

北村章二・生田和正・鹿間俊夫・中村英史，2004：アンケート調査からみた湯川における遊漁の実態．水産総合研究センター研究報告，**12**，1-11.

大浜秀規・桐生　透・加地弘一，2002a：小菅川キャッチアンドリリース効果調査－Ⅲ～標識放流調査～　山梨県水産技術センター事業報告，18-23.

大浜秀規・加地弘一・中浜志織，2002b：小菅川キャッチアンドリリース効果調査－Ⅳ～アンケート調査～　山梨県水産技術センター事業報告，24-30.

田中淳志，2003：C&Rによる陸封型鱒類の死亡率－アメリカ合衆国の事例から－．広報ないすいめん，**32**, 45-49.

田中　実, 1960：マス類の放流効果に関する研究－Ⅱ．ヒメマスの降下魚と降下の要因．淡水研報，**22** (1)，13-24.

坪井潤一・森田健太郎・松石　隆，2002：キャッチアンドリリースされたイワナの成長・生残・釣られやすさ．日本水産学会誌，**68** (2)，180-185.

山本　聡・小原昌和・河野成実・河之辺素一・茂木昌行，2001：野生イワナの毛鉤釣りによるCatch-and-Release後のCPUEと生息尾数の変化．水産増殖，**49** (4)，425-429.

水研センター研報，第15号，11－25，平成17年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 15, 11-25, 2005

技術報告

はえなわ操業における小型水深水温計SBT-500観測データのデータベース化

松本隆之[*1]・余川浩太郎[*1]・稲掛伝三[*2]・水野恵介[*3]・石原靖文[*4]

A database system for the data of small bathythermograph system SBT-500 observed during tuna longline operations

Takayuki MATSUMOTO [*1], Kotaro YOKAWA [*1], Denzo INAGAKE [*2], Keisuke MIZUNO [*3] and Yasufumi ISHIHARA [*4]

Abstract We have developed a database system for the observation records of the small bathythermograph system SBT-500 and their related data during longline operations. The purpose of this database is to summarize and hold SBT-500 data and related data such as cruise, longline operation type, fishing gear type, biological data by species, calibration data for the sensors, and oceanographic data in order to assist analyses for studies in various fields. These data are stored in individual tables or directories in a personal computer and linked together. Using this database, analyses of 1) oceanographic conditions, 2) hooking depth, temperature and time of captured species and 3) underwater shape of longline gear can be conducted, not based on temporally and spatially limited small data sets but instead using a large amount of linked data. So far there are over 20,000 records stored, and once more data are gathered, even more reliable analyses will be possible.

Key word: database, small bathythermograph system, longline, hooking depth, oceanography

SBT-500の開発の経緯と特徴

小型水深水温計SBT-500（村山電機製）は，主に，はえなわ漁具に取り付けて，漁場の水温構造，釣鈎の到達水深，釣獲水深などを簡便に測定できるよう開発された測器である（Mizuno *et al.*, 1996）。その後，投入・回収位置の自動的な取得や多数のプローブを扱えるよう改良され（Okazaki *et al.*, 1997），現在，遠洋水産研究所では，はえなわ試験操業の際に漁具に取り付けて計測するのが普通となり，用船調査等にも利用されている。この小型プローブ（センサー）は，一定時間間隔（1～60秒，ユーザーが設定可能）で水深および水温データを取得・メモリに保管し，それを，センサー回収後，パソコンに転送する。その際，パソコンにGPS受信機が取り付けてあれば，データ取得開始／終了，プローブの着水／離水時の位置データも取得される。測器の仕様はTable 1に，取得データのフォーマットをTable 2に，観測および出力の模式図をFig. 1に示す。

本プローブは，開発時の目的以外にも，はえなわ漁

2005年3月5日受理（Received on March 5, 2005）
*1遠洋水産研究所　〒424-8633 静岡県静岡市清水区折戸5-7-1（National Research Institute of Far Seas Fisheries, 5-7-1, Orido, Shimizu, Shizuoka, Shizuoka, 424-8633, Japan）
*2遠洋水産研究所　海洋研究グループ　〒236-8648 神奈川県横浜市金沢区福浦　2-12-4（National Research Institute of Far Seas Fisheries, 2-12-4,Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa, 236-8648, Japan）
*3（独）海洋研究開発機構　地球環境観測研究センター　〒237-0061 神奈川県横須賀市夏島町2-15（Institute of Observational Research for Global Change, Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology, 2-15, Natsushima, Yokosuka, Kanagawa, 237-0061 , Japan）
*4日本NUS　〒108-0022 東京都港区海岸3-9-15（Japan NUS CO., LTD., 3-9-15, Kaigan, Minato, Tokyo, 108-0022, Japan）

Table 1. Specification of SBT-500 system. Alternation of Mizno *et. al.* (1997)

Item	Value
Size(length ×diameter)	170×18mm
Weight	75g in air and 37g in water
Sampling interval	1-60sec(can be set up freely)
Sensors	
Temperature	
Measurement range	-5～40℃
Resolution	0.1℃
Precision	±0.1℃
Depth	
Measurement range	0-500m
Resolution	1m
Precision	±2m
Data storage	Approx. 175KB (data for about forty hours by 10 seconds sampling interval)

Table 2. Format of SBT-500 observation data. Italics mean comments, which are not included in the data file.

TAG 247 周期 10	*Tag number and sampling interval (sec)*
開始 00/11/05 19:29:49 S05 33.986 W020 04.456	*Start date, time and position of data recording*
着水 00/11/06 10:34:09 S08 15.881 W024 53.750	*Date, time and position of sensor's entry into water*
離水 00/11/06 19:51:49 S08 20.100 W024 51.200	*Date, time and position of sensor's taking off from water*
終了 00/11/06 20:51:09 S08 23.546 W024 50.750	*Finished date, time and position of data recording*
ﾃﾞｰﾀ 9129, 5426, 8772	*The number of total record and record number of sensor's entry and taking off from water*
深度 +0, +235 温度 +11, +40.1	*Minimum and maximum value of depth(m) and temperature(℃)*
深度・温度	
0 399	*Data for depth(m) and temperature(0.1℃)*
0 394	
0 397	
0 399	
≈	
215 117	
216 117	
216 117	
216 117	
≈	
2 238	
2 235	
2 239	

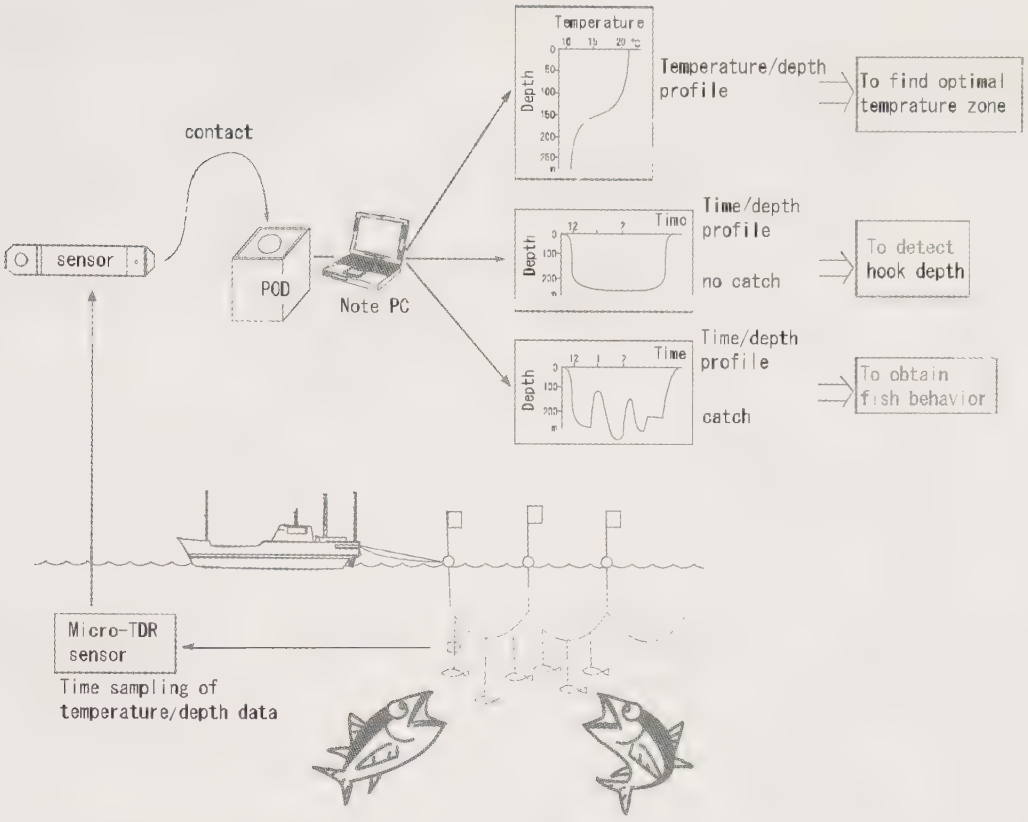


Fig. 1. Image of observation and data processing of SBT-500.

具の複数の箇所に取り付けることにより，縄なり（縄全体の形状）（水野ら, 1997；Mizuno *et al.*, 1998）や，漁具の漂移（Okazaki *et al.*, 1997）に関する情報を取得するために活用されている。

SBT-500データの利用

SBT-500による観測データは，はえなわで漁獲される大型浮魚類の資源解析のための基礎情報，および，海洋情報として利用することができる。

まぐろはえなわ漁業で漁獲される大型浮魚類，すなわち，まぐろ，かじき，さめ類等の魚種は，種や系群によって違いはあるものの，近年では資源状態は減少傾向もしくは低水準で推移しているものが多く，資源解析や資源管理のより一層の強化が必要である。そのための基礎情報として，漁獲データやサイズ（体長，体重）データの収集，整備のみならず，これらの魚種の生態の解明も必要である。はえなわ漁業対象種の資源解析の場合，CPUEの推定においては，漁業データ（漁獲量，努力量）を主体として，漁具，時期，海域等の効果を入れたGLM（Generalized Liner Model; 一般化線形モデル）が多く使われているが，一部の魚種・海域においては，GLMによる解析を行った際，はえなわ漁具の効果（浅縄もしくは深縄の効果）が予想される結果と逆に表れる場合もある（Yokawa, 2003）。そこで，最近では，このような事態を解消するため，解析対象魚種の鉛直分布確率とはえなわ漁具の鉛直分布確率から有効努力量を直接推定する，ハビタットモデル（Habitat Based Model, Hinton and Nakano, 1996；Bigelow *et al*,. 2002；Yokawa and Takeuchi, 2003）も一部に用いられるようになっている。ハビタットモデルを適用する際には，対象種の釣獲（遊泳）水深，水温・溶存酸素（DO）分布等の海洋環境情報，はえなわ漁具の実際の到達水深といった，環境，操業，生態についての情報が必要である。

また現在用いられているハビタットモデルは，全て，対象魚種のはえなわ漁具に対するaccessibility（遭遇率）が鉛直的に一定であるとの仮定の下に解析を行っている。しかしながらまぐろ・かじき類がどの水深帯でも同様に捕食活動を行うとは限らない（Yokawa *et al*,. 2003）。SBT-500は，釣獲水深や水温を実測することにより，まぐろ・かじき類の鉛直分布確率と鉛直的な補食頻度の変化の関係を調べ，より精度の高いハビタットモデルの構築に貢献することも期待される

はえなわ操業における釣獲水深は，漁具仕様（浮縄長，枝縄長，1鉢あたり枝縄数，枝縄間隔）およ

び短縮率（浮き球間の距離を投入した幹縄の長さで割ったもの）から，カテナリー曲線を仮定して求まる釣鈎到達水深および釣獲枝縄番号より，理論的な値が計算できる。しかし，実際の到達水深は，海流の鉛直シア等で漁具が吹き上げられて浅くなる現象（いわゆる「ふかれ」）により，必ずしも理論的深度に到達しないことが知られている（Hanamoto, 1987；水野ら，1997）。SBT-500を用いた観測の利点は，枝縄の到達水深および釣獲水深等が直接得られることにある。さらに，これまでに広範囲の時期・海域で収集されたSBT-500および他の海洋観測機器による海洋観測データ（水温，溶存酸素等）も合わせて収集することで，ハビタットモデル等の資源解析に必要な情報を得ることができ，また，漁獲の効率化，混獲（うみがめ類，海鳥類，漁獲対象としないさめ類等）回避のための基礎情報も得られると期待される。加えて，もともと海洋観測機器という特性により，水温の鉛直プロファイルも多数収集，蓄積することができ，今後の海洋，資源学的研究のための有用な情報となりうる。

データベースの必要性

SBT-500の取得データ（観測データ）は，1観測（投入から回収まで）につき1レコード（1ファイル，テキストデータ）で，データ構造は，Table 2に示すように比較的単純である。しかしながら，縄なりや釣獲水深等の解析をするためには，この観測データ以外に，関連するはえなわ操業の情報（時空間的情報，漁具の情報等），プローブ取り付けに関する情報（プローブ番号，取り付け位置等），漁獲生物の情報（釣獲枝縄番号，釣獲時刻，釣獲水温，魚種，体長等）が必要で，さらにそれらの相互リンクが必要不可欠である。そしてまた，より精度の高いデータを得るため，キャリブレーション（較正）結果を用いたSBT-500の水深，水温取得データの補正，センサーの品質管理も行う必要がある。これらの情報について，これまで，統一したフォーマットによる一括管理がなされておらず，そのことが，複数航海のデータを利用した解析の妨げとなっていた。

これまで遠洋水産研究所ではSBT-500による観測を数多く実施してきており，近年では，1操業で100本以上のプローブを使用する場合もある（例：平成13年度水産庁調査船照洋丸 ミナミマグロ産卵場調査；水産庁・遠洋水産研究所，2002）。これらの観測で使用したプローブ本数は延べ2万本余りとなっている。また，調査海域は，太平洋を中心とし，インド洋や大西洋にも広がっている（Fig. 2）。先に述べたような，まぐろ・かじき・さめ類等の資源状態の悪化という状況下において，これらのデータを一括管理し，それを用いた資源学的，海洋学的解析を行うことが急務となっている。

このような背景のもと，SBT-500の観測データおよびそれに関連するプローブ観測データ較正，航海，はえなわ操業，漁獲物の情報の一括管理，任意の条件でのデータの検索・抽出，それにもとづくデータ解析，海洋観測情報の蓄積を目的として，2001年から2003年にかけて，SBT-500観測データのデータベースシステムが検討・構築された。データベースは2002年3月に仮運用（入力および検索機能のみ）が開始され，2003年9月より本稼動している。次節以降に，その目的お

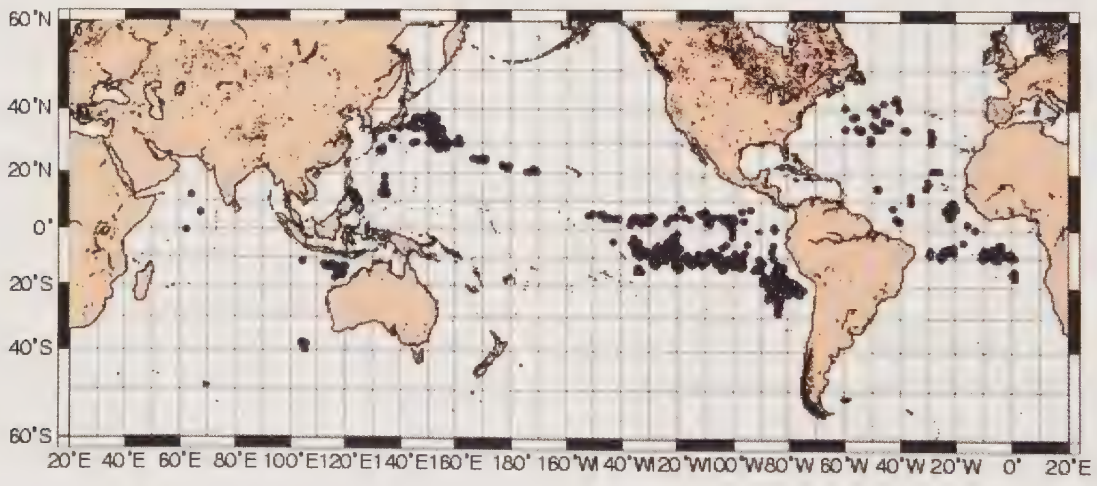


Fig. 2. Position of longline operations SBT-500 was used by National Research Institute of Far Seas Fisheries (1377 points which was conducted until January 2003 and data were processed).

よび内容を記す。

データベース化の目的

前節にも記述したように，SBT-500データは，他のデータと併せてデータベース化して初めて，様々なテーマの研究に便利に対応できるので，それらのデータの一括管理が重要である。ただし，テーマごとに必要なデータが異なるので，これらをテーマ別に整理すると以下のようになる。

1）海洋観測データの収集，蓄積

SBT-500による水温鉛直プロファイルデータは，すでに広い範囲，時期にわたる多くのデータが観測・蓄積されつつある。また，プローブの着水・離水位置データからはえなわの漂移速度を求めることにより，海洋表層の流向流速も推定できる。これらを，時空間的な情報と合わせて保管することで，海洋観測データベースとしての機能を持たせることができ，さらに，漁場の海洋環境が得られるので，資源解析のための基礎情報となる。

2）釣鈎の設置深度

従来は，はえなわ漁具の到達水深は，カテナリーモデルによる計算等，推定するしか方法がなかった。しかし，SBT-500により，漁具（釣鈎等）の到達水深の実測が可能であり，どのような漁具仕立てでどの程度の水深帯をカバーしたかが把握できる。そしてまた，狙った水深帯へ漁具を到達させるための漁具仕立てを検討する際の参考になる。そのため，実際のはえなわ操業を実施する際の有用な情報となる。

3）水中でのはえなわ漁具の挙動

水中に設置したはえなわ漁具は，海流等の影響により，ふかれが起こり，必ずしも理論的な水深と一致しないことが知られている（Hanamoto, 1987；水野ら，1997）。はえなわの漁獲データを用いて資源解析等を行う場合，１鉢あたり枝縄数（釣鈎数）や釣獲枝縄番号に基づく，釣獲水深を考慮した釣獲率を指標として用いることがあるが，その際には，釣鈎到達水深がふかれにより受ける影響も考慮する必要がある。しかしながら，ふかれの詳細なメカニズム，すなわち，所定の海流（表面および中層流向流速），風向風速，漁具の材質および長さ，短縮率等といった条件の下で，どの程度のふかれが生じるかについては，いまだ詳細には解明されていない。海域，海洋環境，漁具等が異なる条件下のデータを多数収集して，解析を行うことで，縄なりのメカニズムについてより明らかになることが期待される。

4）漁獲物の釣獲水深・釣獲時刻等の情報

釣獲水深や時刻等を直接観測し，その情報を集めて解析することで，より綿密な解析を行なうことができるので，水深等を考慮した資源管理において有用な情報となる。釣獲水深の推定においては，古くは釣獲枝縄番号に基づいた解析（例：吉原，1951；花本，1979）が行われ，最近では枝縄に取り付けた水深計により実測し，集計・解析した例もあるが（西，1990；Boggs, 1992；Uozumi and Okamoto, 1997；Matsumoto *et al.*, 2001），観測数が必ずしも十分でなく，時期や海域に偏りがあり，いまだ釣獲水深についての一般的な知見は得られていない。

はえなわ操業において，SBT-500センサーを取り付けた枝縄に直接漁獲物が釣獲された場合，そこに取り付けたセンサーの観測データを用いて作成した時刻－水深グラフ（Fig. 3）から釣鈎の動きを読み取ることにより釣獲水深および時刻を推定することができる（“直接ヒット”）。また，このときの水温データより

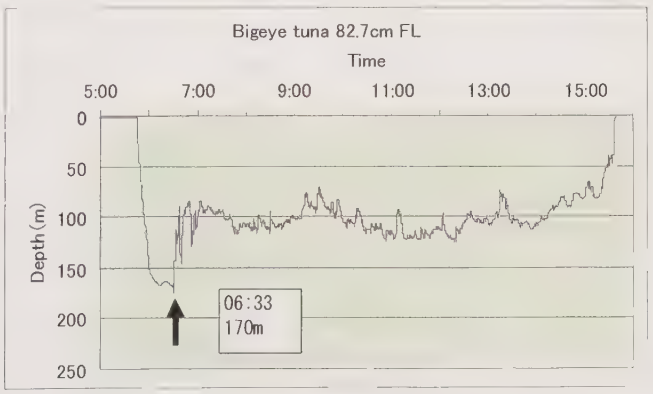


Fig. 3. An example of estimation of hooking depth etc. by SBT-500 (bigeye tuna). The arrow in the graph shows estimated hooking position, and the figures in the box show hooking time and depth observed form the graph.

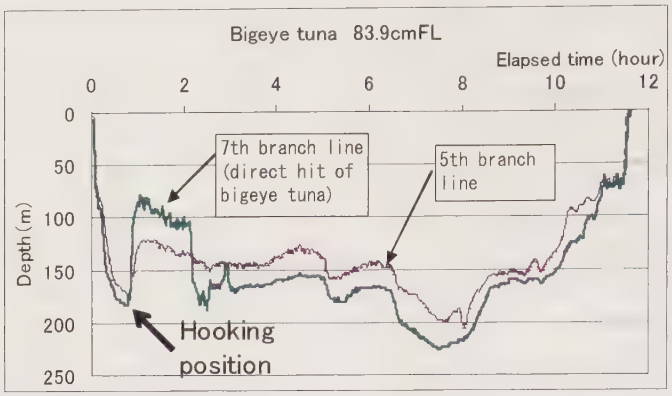


Fig. 4. Vertical movement of branch line by direct hit of a fish (bigeye tuna) and movement of adjacent branch lines to direct hit observed by SBT-500.

釣獲層における水温，すなわち生息水温がわかる。センサーを取り付けた枝縄に直接漁獲されなかった場合は，同一もしくは近隣の鉢に取り付けたセンサーの観測値から推定することも可能である(“間接ヒット“)。まぐろ類等の大型浮魚類は，釣鈎にかかった後，急速な鉛直移動を行うことが多く（Fig. 3)，時としては，近隣の枝縄（通常同一鉢内，魚種によっては隣の鉢にまで）にもその鉛直変化をもたらす（Fig. 4)。その場合，近隣の枝縄に取り付けたセンサーの観測データより，釣獲時刻を推定することも可能である。これらの情報を多数蓄積することにより，はえなわで漁獲されるまぐろ，かじき，さめ類等の各魚種について，さまざまな海域における釣獲水深，時刻，水温を知ることができ，はえなわ漁具の到達水深情報と合わせて，水深帯別の相対的な釣獲率（CPUE）の比較も可能となる。

さらに，２）とも関連するが，対象魚種について，釣獲率の高い水深，水温，時間帯を明らかにすることにより，それに合わせた操業形態を取ることが可能となる。その結果，漁獲効率を向上させ，そしてまた，混獲率を減少させられることが期待される。

データベースの設計方針

SBT-500データベースは，データ入力や修正が容易で，なおかつ，必要なデータを効率よく検索，表示，ダウンロードできるようにして，さらに，複数のユーザーがネットワークを通じて同時にアクセスできるように設計された。

SBT-500データベースは，MySQL，PHP，Apache，Perl 等のフリーソフトから構成された Web ベースのデータベースであり，Microsoft Windows（現時点では Windows XP Professional）を OS として動かしている。このデータベースで使用しているソフトウェアの MySQL は RDBMS（Relational DataBase Managemennt Sysytem）であり Windows 版，UNIX 版の両方で稼動し，検索処理や更新処理を高速にできることが特長である。技術的観点から見れば、ソースコードが公開されていること，たくさんのプラットフォームで動作していること，マルチスレッドを使用して作成されていること、メモリリークがないこと，様々なプログラムのインターフェイスも用意されていることなど，速く、安定したシステムが RDBMS である。

PHP（Hypertext Preprocessor）は，HTML ファイル内に記述するタイプのスクリプト言語である。通常の CGI として使用できるが，PHP モジュールを Apache サーバーに組み込むことにより，Perl/CGI と比較して処理速度の高速化，サーバー負荷の低減が可能である。Apache は，世界一のシェアを誇る WWW（World Wide Web）のサーバー用ソフトウェア（ウェブサーバ）である。Apache はメモリ管理がしっかりしており，また，実質メモリ消費は 5 MB 程度と軽量で，アクセス速度も他の WWW サーバーと比較して遜色ないほど高速である。Apache の構成は，モジュールの追加によって行っている。つまり，モジュールを追加・削除する事により，効率よく，また高機能な Apache を構成でき，モジュールによって，いつも最新の機能が利用でき，手軽に機能追加する事もできる。

最後に Perl は，システム管理及び World Wide Web のプログラミングに広く利用されているスクリプト言語である。SBT-500データベースでは，Windows 環境に対応するため Active State 社の Perl

for Win32（通称 Active Perl）をインストールし，漢字コード変換等に使用している。

SBT-500データベースは，これらのソフトウェアを使用し，Fig. 5に示すようにクライアントの要求を効率よく提供するように構築されたデータベースシステムである。

データは，1レコードずつ直接入力することもできるが，基本的には，次節で述べるような，複数のフォームに対応するスプレッドシートの形式で準備し，それぞれをまとめてインポートすることにより入力する。データベースは全て，1台のPC（Windowsマシン）に一括して保管・管理し，上記のようなシステムにより，ネットワークを通じて，複数ユーザーがリモートアクセスすることが可能である。なお，調査船等，外部でデータベースを使用する場合は，ローカルPCにデータベースシステムのコピーをインストールして持参することで，速報報告用等の集計・解析を行うこともできる。

データベースの構造

1）構造の概略

SBT-500は，はえなわ操業（主として調査船・用船，一部には一般漁船においてオブザーバー・便乗調査，機器を貸し出して観測を依頼）において使用されることが大部分であるので，本データベースは原則として，はえなわにおける使用に限っている。

はえなわ漁具にSBT-500センサーを取り付けた場合，センサーが取得した時空間的情報のみならず，それに関連した縄なりや釣獲水深等の解析を行うために，はえなわ漁具の情報，漁具の漂移，センサーの取り付け位置の情報，漁獲された生物の情報，関連する海洋データが必要不可欠である。そしてまた，より正確な情報を得るために，センサーの観測データ（水深，水温）は，キャリブレーション（通常CTDに取り付けて同時降下させて水温・水深を計測）結果を用いて較正する必要がある。

本データベースにおいては，これらの情報を網羅し，なおかつ容易にリンクが取れるような形式にすることが必要であるという観点から，Fig. 6に示すように，9つのフォーム（テーブル）を設定し，それらのフォームにそれぞれ関連するデータを入力し，それぞれを，航海ID（航海の識別），操業ID（はえなわ操業の識別），操業参照ID（各操業における漁具詳細の識別），プローブID（プローブの識別）によりリンクさせた。プローブの観測データは，Fig. 6 (a)（Probe observation record（raw data））に示したように，航海ID，操業IDにより階層化されたフォルダーに保管し，プローブID，プローブ番号と合わせて各フォームとリンクさせ，必要なデータをダウンロードして解析に用いることができるようにした。

2）データベースの各入力フォーム

(1) はえなわ操業情報

原則として，SBT-500を使用した全てのはえなわ操業について，航海（Fig. 6 (1)）・操業（Fig. 6 (2)）情報を入力する。この中には，操業日，操業位置，縄（枝縄，浮縄，幹縄）の材質および長さ，枝縄間隔，浮き球（浮子）間隔（短縮率の計算に使用），正午位置および天候海況（風向風速，表面流向流速）といった項目が含まれている。これらの情報を用いて，縄の長さおよび短縮率より，理論的な縄到達水深を計算することもできる。漁具仕立て（1鉢あたりの鈎数等）は，一部の船では（特に調査船，用船）1操業において複数用いる場合もあり，そのような複数の漁具仕立ての情報は別フォーム（Fig. 6 (3)）を設け，操業ごとに，開始終了鉢およびそれに対応する漁具の詳細を入力することにより，データベースにおいて対応可能となっている。また，操業地点における海洋観測（CTD, XCTD, およびXBTによる鉛直プロファイル，

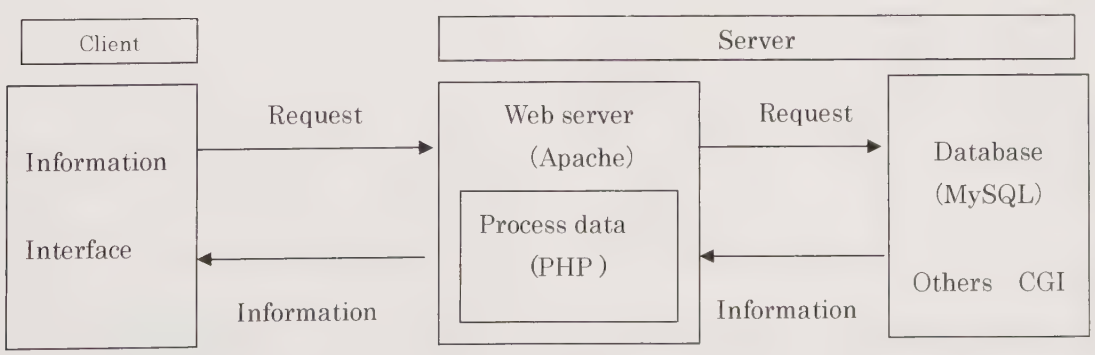


Fig. 5. Image of data delivery of SBT-500 database system.

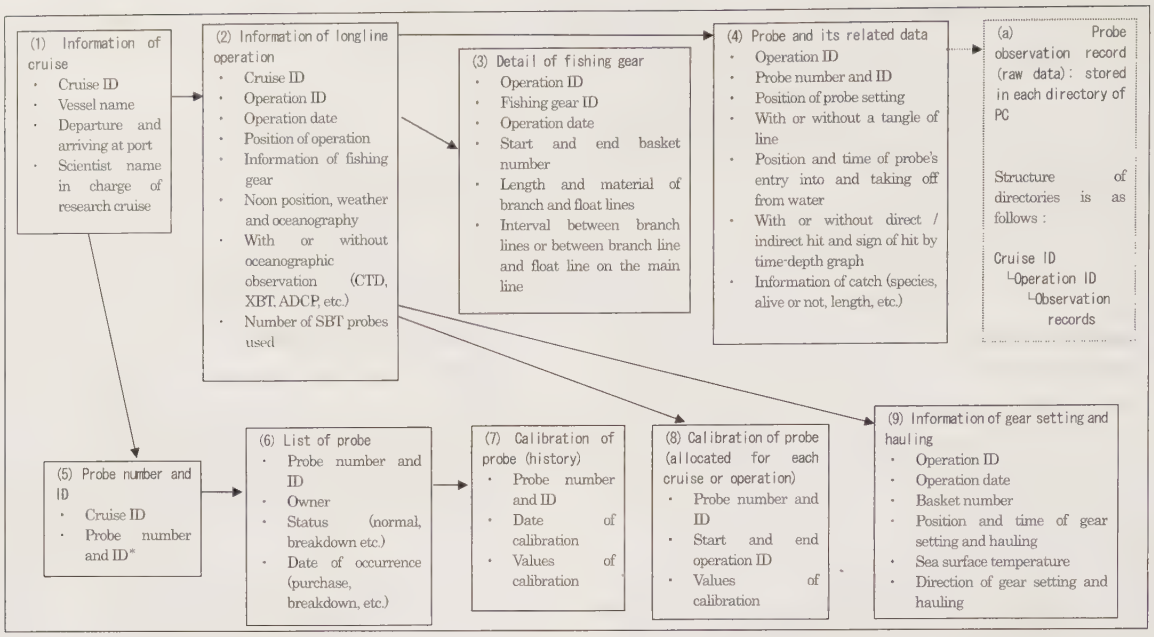

(1) Information of cruise
· Cruise ID
· Vessel name
· Departure and arriving at port
· Scientist name in charge of research cruise
(2) Information of longline operation
· Cruise ID
· Operation ID
· Operation date
· Position of operation
· Information of fishing gear
· Noon position, weather and oceanography
· With or without oceanographic observation (CTD, XBT, ADCP, etc.)
· Number of SBT probes used
(3) Detail of fishing gear
· Operation ID
· Fishing gear ID
· Operation date
· Start and end basket number
· Length and material of branch and float lines
· Interval between branch lines or between branch line and float line on the main line
(4) Probe and its related data
· Operation ID
· Probe number and ID
· Position of probe setting
· With or without a tangle of line
· Position and time of probe's entry into and taking off from water
· With or without direct / indirect hit and sign of hit by time-depth graph
· Information of catch (species, alive or not, length, etc.)
(a) Probe observation record (raw data): stored in each directory of PC
Structure of directories is as follows :
Cruise ID
└Operation ID
└Observation records
(5) Probe number and ID
· Cruise ID
· Probe number and ID*
(6) List of probe
· Probe number and ID
· Owner
· Status (normal, breakdown etc.)
· Date of occurrence (purchase, breakdown, etc.)
(7) Calibration of probe (history)
· Probe number and ID
· Date of calibration
· Values of calibration
(8) Calibration of probe (allocated for each cruise or operation)
· Probe number and ID
· Start and end operation ID
· Values of calibration
(9) Information of gear setting and hauling
· Operation ID
· Operation date
· Basket number
· Position and time of gear setting and hauling
· Sea surface temperature
· Direction of gear setting and hauling

Fig. 6. Structure of SBT-500 database system. Each box shows form (table) and arrows show how these forms link together. "Probe observation record" denotes raw data of observation which are stored in each directory layered by cruise ID and operation ID. Only main items in each form are shown.
* "Probe number" is a numerical value (1-255, duplication is present) and "probe ID" is a text (no duplication).

ドップラー流速計もしくはADCP（Acoustic Doppler Current Profilers）による海流）の有無も入力し，必要に応じてこれらのデータも用いて，より詳細な解析も可能にする。

さらに，投縄・揚縄の詳細の情報を入力するフォーム（"ブリッジ野帳"と命名，Fig. 6 (9)）を設け，特定の鉢（例えば20鉢ごと）の，投縄および揚縄時における時刻および位置等を入力し，SBT-500プローブを取り付けていない鉢も含めた漁具の漂移の解析および，GPSセンサーを使用しなかったときの，SBT-500観測データを用いた漂移等の解析に用いる。

(2) 個別プローブ設置情報・取得データ

これらは，ひとつのフォーム（Fig. 6 (4)）として，以下の情報が含まれている。

1．プローブ設置に関する情報（取り付けたのは幹縄／枝縄／浮縄のいずれであるか）
2．枝縄番号・鉢番号，枝縄に取り付けた場合の釣鈎からの距離
3．取得データの概要（着水・離水・開始・終了位置および日時，データ取得間隔，取得データが正常か否か）
4．漁獲生物に関する情報（魚種，生存状況，体長体重等）
5．漁獲物の釣獲（ヒット）の有無に関する情報；（「直接ヒット」および「間接ヒット」の有無，センサーを取り付けた鉢内（1鉢）の合計釣獲尾数，センサーが取得した水深データを時系列グラフにした際，生物の釣獲（もしくは食いつき）のサインが表れるかどうかの，「ヒットサイン」の有無），漁獲生物の釣獲時刻・水深・水温（釣獲された場合のみ）

これらの情報を，全てのプローブについて入力する。

釣獲時刻，水深，水温については，釣獲位置をコンピューターで自動的に判別することは不可能であるので，Fig. 3に示すような時刻－水深グラフを描画し（データベースにも描画機能が備えられている），それを見てユーザーが，水深の変化をもとに釣獲位置を読み取り，必要に応じてオリジナルデータ（もしくは較正済みのデータ）と照合して，判別し入力する。

間接ヒットや1鉢の尾数について，例えばある枝縄に直接ヒットがあっても，同一鉢内の他の枝縄にも漁獲があった場合，釣鈎の動きがどの生物によるものか特定できない可能性があり，そのような場合に，データ集計，解析を行うユーザーが改めてデータやグラフを参照して検討できるようにするため，間接ヒットの有無および1鉢あたり釣獲尾数の項目を設けた。

(3) プローブ観測データ

観測データは，プローブ１本で操業１回の観測につき，Table 2に示すような１ファイルが作成される。これらのデータファイルを，データベースシステムと同一のサーバーに，航海 ID －操業 ID で階層化されたフォルダー（Fig. 6 (a)）の中に保管する。これらフォルダー名および，ファイル名に記述されたプローブ番号（例：No.247のセンサーであれば，ファイル名は“Tag247.sst”）により他のフォームとのリンクを取り，解析の際には，必要に応じてダウンロード・加工する（Fig. 6参照）。各プローブの，はえなわ漁具安定時（それぞれの枝縄の，投縄１時間後から揚縄１時間前までと定義）の，水温・水深データの，最大，最小，平均，標準偏差を計算，表示する機能も含まれている。

水温，水深データは，解析の際には，通常キャリブレーションにより補正したものを使用するが，センサーの品質は時とともに変化し，なおかつ，通常は同一のセンサーについて複数回のキャリブレーションを行うので，較正値の割り当てを容易にし，なおかつ今後の較正方法の見直しにも対応できるよう，観測データは生データの形で保管し，解析の際に適切な較正値を使用し，キャリブレーション結果を反映させるようにする。

(4) プローブリストおよび観測データの較正値

それぞれのプローブは，プローブ番号（１～255，重複あり）およびプローブ ID（文字列，製造年月や機関コードを記載，重複なし）を用いて区別し管理を行っている。

プローブのリスト（Fig. 6 (5), (6)）は，履歴（Fig. 6 (7)）とともに整理し，購入，故障，修理，紛失といった状況およびその日時を入力することにより，どのプローブが，いつの時点でどのような状態にあったのかを特定できるようにした。

さらに，センサーの観測値には若干の誤差があり，メーカーの仕様では，水深が±2m，水温が±0.1℃とされている（水野ら，1997）。実際の観測では，一例として，遠洋水産研究所が水産庁調査船照洋丸にて，東部太平洋（4° 00' S，86° 39' W）において，1997年７月25日に，CTD のフレームに取り付けて実施したキャリブレーション（水産庁資源生産推進部・遠洋水産研究所，2002）では，37本のセンサーについて，最下層の300.2m（12.8℃）において，水深が -4.3±1.9m（平均±標準偏差），水温が -0.4±0.2℃の誤差（CTD による水深水温を基準とした）がみられた。そのため，解析の際には較正済みデータを用いることを基本とする。プローブのキャリブレーションについて，複数回実施した場合は全てについて日時および較正値を入力し，前述したプローブの状態と合わせることにより，履歴を作成し，最も適切な較正式を選択できるようになっている。そしてまた，簡便のため，各航海・操業に対応した較正リスト（Fig. 6 (8)）も作成しており，これは主として，乗船調査員が航海中に実施したキャリブレーション結果をもとに，調査航海や調査レグごとに割り当てたものである。解析の際は履歴もしくは航海・操業対応較正値のいずれかを選択できるようになっている。較正値が全くない場合は，生データを用いることもできる。

較正の方法は，十分精度管理された CTD センサーに取り付けて，いくつかの水深（原則として，500m までの数層～10数層の水深帯）においてセンサーを一時停止して水深，水温を観測し，各層において CTD の値を真値として，SBT-500の水深，水温についての観測データとの直線回帰を行い，得られた回帰係数（切片と傾き）を較正値とする。

データベースを用いた集計と解析

データベースを利用した研究テーマはすでに データベース化の目的 で述べたが，ここでは，データベースを用いて解析を行う具体的な方法，手順について記す

1）データ検索，抽出機能

この機能は，各ユーザーが，それぞれの目的に応じて必要なデータを検索・抽出するもので，あらゆる集計，解析において非常に重要である。前節に示したフォームで入力されたデータについて，それぞれのフォーム間のリンクを用い，指定した条件でのデータを検索して，操業データや海洋データと関連付けた抽出，例えば，ある海域（緯度経度で指定）のある魚種の釣獲データを抜き出し，といった使い方が可能である。検索，抽出は，SQL クエリーおよび Microsoft Access のクエリーが使用できるようになっている。検索画面の例を，メインメニュー，データ登録・更新メニューとともに，Fig. 7に示す。

2）縄なりの解析

はえなわ漁具が，カテナリー曲線に基づく理論的な水深に達しないことがあるということはすでに述べたが，SBT-500を用いることにより，漁具（幹縄，枝縄）の到達水深を時系列で把握することができ，短縮率と合わせて，縄なりの解析において重要な情報となる

縄なりの解析を目的とした場合，通常，以下の方法で調査を行う。はえなわ漁具の特定の鉢に，数多く（例えば，一つの鉢の全ての枝縄，もしくは枝縄1本おき等）のSBT-500プローブを設置する。短縮率推定のための浮子間の距離は，投縄時の幹縄繰り出し速度および船速から計算，船のGPSによる投縄距離から計算，GPSブイによる実測といった方法があり，観測例は少ないものの，GPSブイを使用することにより，時系列の詳細な浮子間距離を得ることができる（Mizuno *et al.*, 1998）。

縄なりの解析について，いくつかの方法が考えられるが，水野ら（1997）およびMizuno *et al.*（1998）に見られるような，SBT-500による縄到達水深，GPSブイ等により測定・計算された浮き球間距離に基づく短縮率を用い，さらに海流をも考慮した，3次元モデルによる解析が今のところ有用な方法であると考えられる。

このような解析を，データベースに保管されたデータから必要な項目を抽出して実行する。具体的には，漁具仕立て（縄長さ，枝縄間隔等），プローブ観測データによる，枝縄もしくは幹縄到達水深，幹縄短縮率，プローブや浮子の投縄時および揚縄時の位置に基づく漁具の漂移，といったデータをデータベースから抽出して解析に用いる。当然のことながら，漁獲物による上下動（ヒットサイン）が見られる枝縄およびもつれのあった枝縄は，解析の対象外とする。ヒットサインおよびもつれの情報は，各プローブに対応する枝縄についてコード化して保管されているので，検索・判別が可能である。必要に応じて，ADCP等により観測された流向流速データも用いる。さらに，異なる海洋環境，漁具の条件下で調査を数多く実施することにより，より一般的かつ詳細な縄なりの解析を行うことを目標としている。

3）釣獲水深，時刻，水温を考慮した釣獲率の推定

はえなわ漁具において，釣獲率を計算する場合，単純に釣鈎数が努力量として用いられることもあるが，実際には，漁具の仕立て（1鉢あたり枝縄数，枝縄長，枝縄間隔等）によりカバーする水深帯が異なり，実質的な努力量も変化すると考えられる。そこで，水深帯別の努力量（釣鈎浸漬時間）および釣獲尾数を推定することにより，より実際のはえなわ操業に即した，精度の高い推定ができると考えられる。また，釣獲時刻や水温の情報も合わせて得ることができ，時間帯や海洋環境をも考慮した釣獲率の解析の際の基礎データとなる。

SBT-500プローブを装着した枝縄に直接生物が釣獲され，なおかつ時刻－水深のグラフに明瞭な動きが見られる場合（Fig. 3），グラフより釣獲水深および時刻，水温を読み取ることが可能である（直接ヒット）。

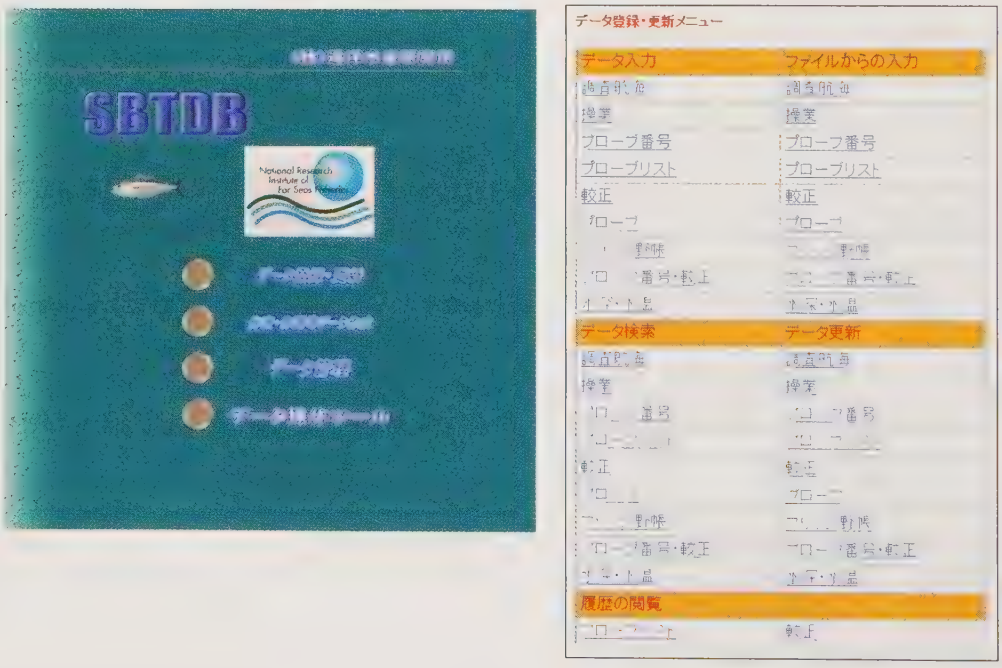


Fig. 7. Examples of screen of SBT-500 database system. Left: main menu, right: data registration and update menu.

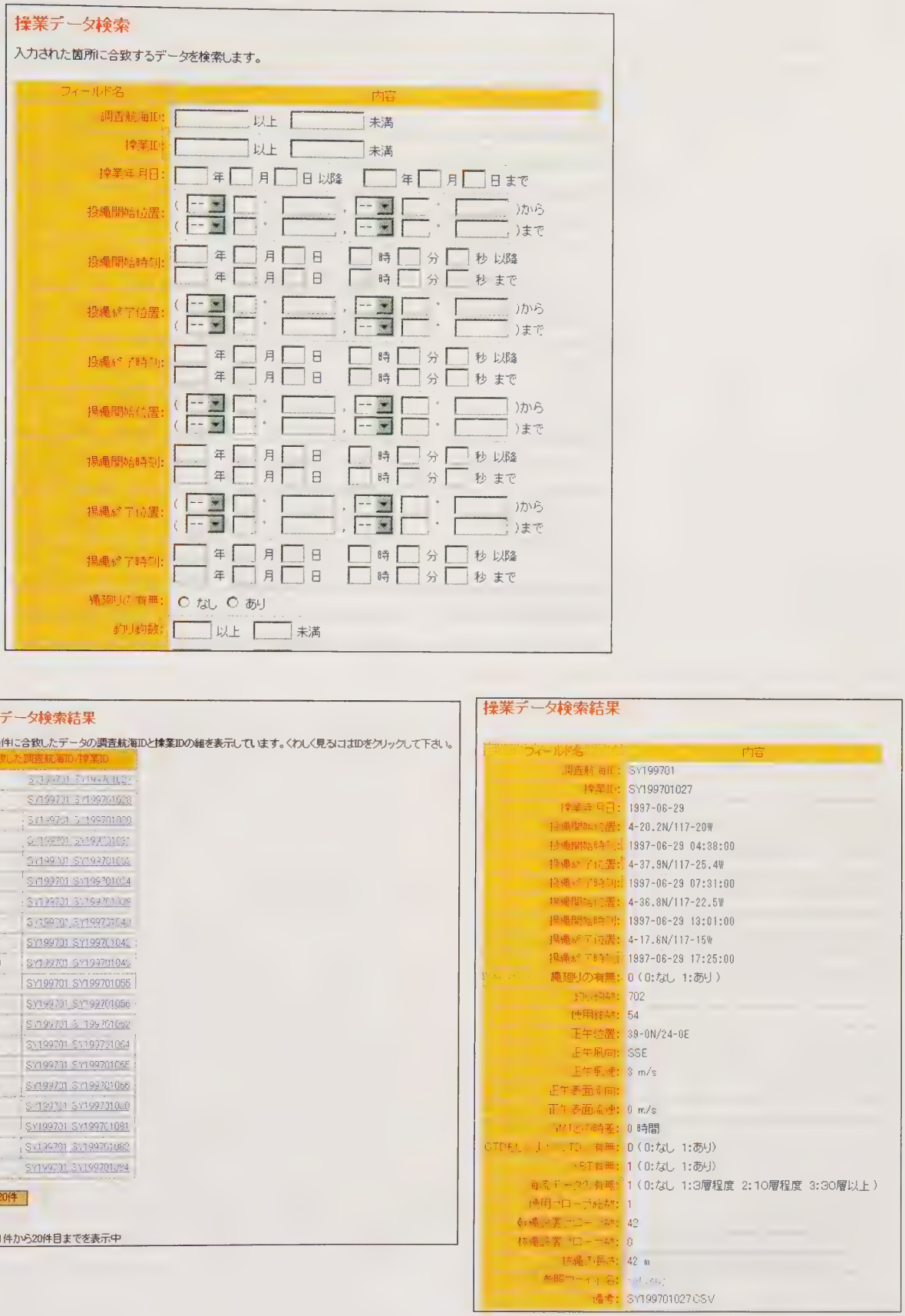


Fig. 7. Examples of screen of SBT-500 database system (continued). Upper: data search for operation form (input conditions), lower left: result of data search (records which hit the conditions), lower right: result of data search (detail of the record which hit the condition).

SBT-500プローブを装着していない枝縄に釣獲された場合は，近隣の鉢の同一枝縄番号にプローブが装着されていればその取得データより得られた平均水深をもって代用し，同一もしくは近隣の鉢の一部の枝縄にのみプローブが装着されており，なおかつ同一枝縄番号には装着されていない場合は，SBT-500プローブにより得られた一部の枝縄の水深から，カテナリーモデルを用いて推定する（間接ヒット）。間接ヒットは，漁獲物の釣獲枝縄番号が観測されていれば，1～数鉢の全てもしくは一部（例えば1本おき）の枝縄にプローブを取り付けることにより，他の鉢への外挿が可能で，少ない（10数本～30数本程度）SBT-500プローブのデータからでも推定可能である。

これらのヒット情報および，他のセンサーによる釣鈎到達水深，浸漬時間，漁具仕立て情報等を，データベースから抽出，集計し，以下のようにして，水深帯別の釣獲率の推定が可能である。

枝縄（釣鈎）の水深帯別浸漬時間は，各枝縄番号について，SBT-500プローブによる実測，もしくはSBT-500データおよびカテナリーにもとづく推定水深を用い，それに，以下の式で得られる釣鈎平均水中浸漬時間を掛け，さらに，枝縄降下（投縄）および上昇（揚縄）時の水深別浸漬時間を加えることにより得られた各枝縄番号の水深帯別累積浸漬時間（Fig. 8）を，すべての枝縄番号について足し上げることにより得られる。

釣鈎平均水中浸漬時間＝（（揚縄開始時刻－投縄開始時刻）＋（揚縄終了時刻－投縄終了時刻））／2

ここで計算された水深帯別累積浸漬時間と，上記のような直接・間接ヒットにより得られた釣獲水深とから，水深帯別の釣獲率を推定することが可能である（水温についても同様）。この方法であれば，水深帯別の釣鈎浸漬時間（努力量）にもとづき釣獲率を計算できるので，ある生物がどの水深で釣獲されやすいかを推定することができ，さらに，枝縄（釣鈎）の水深が安定しているときのみならず，枝縄の降下時および上昇時の水深をも考慮に入れているので，より現実に即した解析が行えると考えられる。データベースにおいては，水深帯別の釣獲率について，上記のような方法に基づき計算する機能を有している。さらに，CTD，XCTD観測と組み合わせることにより，溶存酸素量（DO）や塩分を考慮した解析も可能となり，海洋環境との関連についての情報も得られる。

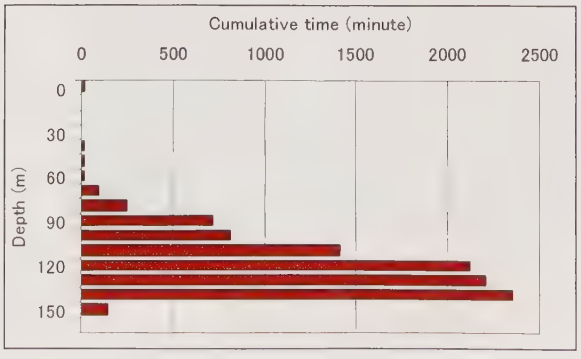


Fig. 8. An example of cumulative time of hooks' staying underwater (3rd branch lines of 5 hooks per basket).

4）海洋観測データの収集，利用

大型浮魚類の分布，遊泳行動は，海洋環境と大きく関連している。前述のような，釣獲位置における水温の集計や，また，複数のプローブの観測データ（位置，水温，水深）を用いることにより，水温，水深の鉛直断面図作成のためのデータ出力も可能で，それを用いて断面図を作成することにより，釣獲分布と比較して検討することも可能である。また，SBT-500はもともと海洋観測機器であるという特性を生かし，SBT-500データベースにおいて，海洋データベース用ファイルも作成する。現状では，1レコードに付き，投縄（縄降下）時および揚縄（縄上昇）時の2通りの，水温水深ファイル（POD形式：遠洋水産研究所，1994）を作成する機能を持ち，海洋データベースの拡充にも寄与している。

5）図表作成機能

観測結果の概略を把握し，航海報告書等にも使用できるように，いくつかの図表作成機能を有している。

水深および水温の時系列データについて，センサー1本分もしくは複数のセンサーのグラフを描画することが可能である。水深のグラフにおいて，センサーが観測した水温をもとに，等水温線を入れる機能も有している。時刻は，データ取得開始からの経過時間，船内時間，現地時間（経度より計算）のいずれかが選択できる。また，生物が釣獲されたプローブのグラフについては，グラフ内に釣獲時刻，水深，水温を記入し，タイトルに種名，釣獲鉢・枝縄番号，生存状況，体長を入れることができる。

観測結果の概要として，各操業，鉢番号，枝縄番号における取り付けプローブ番号，プローブ観測データの平均水温・水深について，操業，漁具の情報とともに，一覧表（例：Table 3）に表示することが可能である。

考　察

現在では，遠洋水産研究所のはえなわ調査において，調査船はもちろん，漁船や地方公庁船を使用した用船調査，一部には漁船への貸し出し・便乗・オブザーバー乗船調査でも，SBT-500が使用されており，いまやはえなわ調査では実質的に標準装備機器になっている．すでに，時空間的に幅広い範囲で，数多くのデータを収集してきているので，今回のデータベース化を機に，既存のデータを一括保管・管理し，それを用いて釣獲水深や縄なり等の解析，取りまとめ，成果報告に利用していく。さらに，その過程で，既存のデータで不十分な点を洗い出し，より有効的なデータ取得方法，調査計画（調査海域，時期，漁具仕立て，プローブ設置方法等）を検討していき，調査の質の向上を目指す。さらに，データベースシステムそのものについても，実際の観測および解析によりよく適合するよう，さらなる改良を検討していくことが必要であろう。

特に，はえなわ漁獲物の釣獲水深，水温，時刻については，実際の漁獲を必要とし，魚種によっては一度にまとまって漁獲されないことが多いので，解析に耐えうるデータを得るためには，数多くの調査，観測が必要である。時期や海域ごとの解析を行う場合はなおのこと，より多くの調査が必要である。例えば，2000年に中部大西洋において照洋丸で実施したはえなわ調査（操業回数合計24回）では，メバチ（*Thunnus obesus*）の釣獲率が，釣鈎1000本あたり2.3尾であり（Matsumoto *et al.*, 2002），現在同船のはえなわ操業において実施している標準的な形態である，1操業で釣鈎1000本程度，SBT-500プローブ100本程度の場合，確率10分の1の遭遇と考えると，SBT-500プローブを取り付けた枝縄に直接メバチが釣獲される割合は1操業あたり約0.23尾で，100尾分のデータ（直接ヒット）を得るためには，400回余りの操業が必要となる。実際には，同じ魚種についても，異なる海域（海洋環境），時期，魚体サイズのデータを幅広く収集し，それぞれのカテゴリーに分けた解析も行う必要があるので，さらに多くの観測が必要である。SBT-500プローブを取り付けた枝縄と同一鉢内の漁獲，他の鉢の漁獲物への外挿（間接ヒット）により，直接ヒット以外のデータも利用できるものと期待されるが（特に釣獲水深，水温について），一般的な釣獲水深等の解析においては，今後も継続的な調査を行い数多くのデータを収集していく必要があろう．一方，釣獲水深について，プローブを取り付けた枝縄に直接釣獲され，なおかつ時刻－水深のグラフより釣獲水深が判別できる場合（直接ヒット）は容易であるが，プローブをつけた枝縄と同一鉢内，他の鉢の漁獲物（間接ヒット）について推定する場合は，短縮率およびふかれの両方を考慮した方法等，よりよい推定方法を引き続き検討していく必要がある。間接ヒット時の釣獲水深推定においては，以下のような方法が考えられる

- 投縄速度（投縄時船速および幹縄繰り出し速度）もしくは投縄距離および幹縄長から短縮率を求め，短縮率一定として，漁具仕立とから，カテナリーモデルより推定
- SBT-500プローブにより観測された漁具到達水深から，短縮率を逆算して，逆算した短縮率からカテナリーモデルにより推定
- 縄なりは，海流等の関係により，左右対称にならない場合があると考えられ，その場合，カテナリーモデルは適用できないので，他の鉢の同一枝縄番号に取り付けたプローブの観測データを外挿。

他のプローブの観測データの水深を利用する際，間接ヒットの釣獲時刻が不明の場合は，平均水深を代表値として使用するのが妥当であろうが，Fig. 4に示すような枝縄の動きにより釣獲時刻が判別できる場合は，その時刻における枝縄到達水深を用いることで，より精度の高い推定ができると考えられる。今後は，数多くの観測例を用いて，これらの方法を比較検討して，最も適切な推定方法を探究してきたい。

近年では，熱帯域において，メバチを主対象とした深縄（1鉢あたり鈎数が15本程度ないしそれ以上）が多く用いられている。これは，1970年代頃まで用いられていた浅縄および通常縄（1鉢あたり鈎数が10本程度ないしそれ以下）とは釣鈎到達水深が大きく異なり，メバチはもとより，一緒に漁獲されるキハダ（*Thunnus albacares*），かじき類，さめ類等に対する漁獲効率（catchability）も変化していると考えられる。通常は，利用できる資料の関係で，漁獲成績報告書に記載された1鉢あたり鈎数をもとに解析することが多いが，釣獲水深を実測することにより，より精度の高い解析を行い，漁具仕立ての変化も考慮したCPUEの評価ができると期待される。

より詳細な解析（釣獲水深や縄なり等）を行うためには，SBT-500データベースから得られるデータのみならず，関連するデータ，例えば，海洋環境情報として，XBT，XCTD，CTDによる鉛直プロファイル，ADCPによる中層の流れや反射強度，一般漁船等のはえなわ操業における操業・漁獲生物データ，ピンガー（超音波発信機），アーカイバルタグ（データ記録型標識），ポップアップタグ（データ記録・浮上型標識）といったバイオテレメトリーによる生物の生態に関するデータ，といった情報を総合的に検討していくこと

Table 3. An example of a list of observation record of SBT-500 created by database system

操業番号 *1	鉢番号 *2	月日 *3	鉢数 *4	ひと鉢あたり鉤数 *5	フロート取り付け位置 *6	浮縄長 *7	枝縄長 *8	枝縄間隔 *9	着水時刻 *10	離水時刻 *11	ブラン番号/平均水深 (m) *12															
											浮縄 *13	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	浮縄	備考 *14
SY199502001	40	1995/11/16	50	13	鉤元 *15	25	32	50	5:34:52	19:01:18		61	67	72	74	76	77	79		79		72		61		
SY199502002	40	1995/12/9	50	13	鉤元	25	32	50	9:01:37	19:57:59		88	123	146	181	203	215	220		203		156		90		
SY199502003	20	1995/12/11	50	13	鉤元	25	32	50	9:59:59	17:44:40				212				156								

Note: *1:operation number, *2:basket number, *3:date, *4 number of hooks per basket, *6:position of probe setting, *7:length of float lines, *8:length of branch lines, *9:interval of branch lines, *10:time of sensor' s entry into water, *11:time of sensor' s taking off from water, :12:branch line number / average depth (m), *13:float line, *14:comments, *15:near the hook.

が重要であろう。

バイオテレメトリーでは，少ない観測例からでも生物の行動（垂直，水平移動）を，連続的に，詳細にモニターすることが可能である．しかし，いつどこで摂餌したかについては，一部には報告があるものの（Itoh *et. al.*, 2003），通常は情報が得られない。一方，SBT-500による釣獲記録は，数多くの観測を必要とするものの，摂餌した水深，水温，時刻を直接もしくは間接的に知ることができ，同時にはえなわ漁具の水深・水温・時刻別分布状況も知ることが出来るので，摂餌状況を相対的に評価することが出来る。従って，どのような条件で摂餌するかを推定する方法としてはより優れていると考えられる。より精度の高い議論を行うためには，これらの方法を比較検討して，合わせていくことで，大型浮魚類の摂餌生態を明らかにして，資源解析へと結び付けていく必要があろう。

今回のSBT-500観測データおよび関連するデータのデータベース化により，釣獲水深や縄なり等についての数多くの観測データを用いた詳細な解析が可能となり，まぐろ類やかじき類等の資源評価の精度向上等が期待される。

謝　辞

SBT-500を用いたはえなわ調査を行うにあたって，乗船調査において協力をいただいた，水産庁調査船照洋丸をはじめとする各船（地方公庁船，民間漁船）の乗組員の方々，調査にたずさわった乗船調査員の方々，データベース化の検討に加わり，議論していただいた遠洋水産研究所の職員の方々，SBT-500測器の開発および改良に力添えをいただいた村山電機の方々に感謝の意を表する．

文　献

Bigelow K. A., Hampton J., and Miyabe N., 2002: Application of a habitat-based model to estimate effective longline fishing effort and relative abundance of Pacific bigeye tuna (*Thunnus obesus*). Fish. Oceano., **11**, 143-155.

Boggs H. C., 1992: Depth, capture time, and hooked longevity of longline-caught pelagic fish: Timing bites of fish with chips. Fish. Bull., **90**, 642-658.

遠洋水産研究所，1994：地方公庁船による「海洋観測資料」データ記載用紙の記入方法，15 pp.

花本栄二，1979：マカジキに関する水産海洋学的研究－Ⅳ　マグロ延縄漁場における遊泳層，日本水産学会誌，**45**, 687-690.

Hanamoto E., 1987: Effect of oceanographic environment on bigeye tuna distribution. *Bull. Japan. Soc. Fish. Oceanogr.*, **51**, 203-216.

Hinton G. M. and Nakano H., 1996: Standardizing catch and effort statistics using physiological, ecological, or behavioral constrains and environmental data, with application to blue marlin (*Makaira nigricans*) catch and effort data from Japanese longline fisheries in the Pacific. *IATTC Bull.*, **21**, 171-200.

Itoh T., Tsuji S., and Nitta A., 2003: Swimming depth, ambient water temperature preference, and feeding frequency of young Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) determined with archival tags. *Fish. Bull.*, **101**, 535-544.

Matsumoto T., Miyabe N., Saito H., Okazaki M., and Chow S., 2002: Report of 2000-2001 research cruise by R/V Shoyo-Maru conducted under the ICCAT's BETYP. *ICCAT Col. Vol. of Sci. Pap.*, **54**, 68-90.

Matsumoto T., Uozumi Y., Uosaki K., and Okazaki M., 2001: Preliminary review of billfish hooking depth measured by small bathythermograph systems attached to longline gear. *ICCAT Col. Vol. of Sci. Pap.*, **53**, 337-344.

Mizuno K., Okazaki M., Watanabe T., and Yanagi S., 1996: A micro bathythermograph system for tuna longline boats in view of large scale ocean observing system. *Bull. of Nat. Res. Inst. of Far Seas Fish.*, **33**, 1-15.

Mizuno K., Okazaki M., and Miyabe N., 1998: Fluctuation of longline shortening rate and its effect on underwater longline shape. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.*, **35**, 155-164.

水野恵介，岡崎　誠，中野秀樹，岡村　寛，1997：小型BTを利用したまぐろ延縄の水中姿勢の推定．遠洋水研報，**34**, 1-24.

西　　徹，1990：東部インド洋におけるマグロ延縄による釣針深度の経時変化とキハダ・メバチの釣獲深度．鹿児島大学水産学部紀要，**39**, 81-98.

Okazaki M., Mizuno K., Watanabe T., and Yanagi S., 1997: Improved model of micro bathythermograph system for tuna longline boats and its application system to fisheries oceanography. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.*, **34**, 25-41.

水産庁資源生産推進部，遠洋水産研究所，2002：平成9年度（1997年）照洋丸調査航海（1次）報告書　東部太平洋まぐろはえなわ調査．172pp.

水産庁，遠洋水産研究所，2002：平成13年度　国際資源調査等水深対策事業　照洋丸第三次調査航海　ミナミマグロ産卵場調査　調査報告書．196pp.

Uozumi Y., and Okamoto H., 1997: Research of hook depth of longline gear in the 1995 research cruise of the R/V Shoyo-maru. *Working paper for the 7th meeting of the western Pacific yellowfin tuna research group.*, 20pp.

Yokawa K., 2003: Preliminary results of study on the effect of gear configuration in CPUE standardization by GLM methods. *ICCAT SCRS Doc. SCRS/2003/035*, 20 pp.

Yokawa K., Saito H., and Shono H., 2003: Preliminary Result of Vertical distribution pattern between Atlantic blue marlin and its CPUE. *15th SCTB BBRG-13*, 10pp.

Yokawa K., and Takeuchi Y., 2003: Estimation of abundance index of white marlin caught by Japanese longliners in the Atlantic Ocean. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, **55**, 484-501.

吉原友吉，1951：鮪延縄の漁獲分布Ⅱ．垂直分布．日水誌，**16**, 370-374.

水研センター研報，第15号，27－126，平成17年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 15, 27-126, 2005

博士号論文

広島湾における褐藻アカモクのフェノロジーとその個体群間分化に関する研究[*1]

吉田　吾郎[*2]

Phenological differentiation among populations of *Sargassum horneri* (Fucales, Phaeophyta) in Hiroshima Bay, Seto Inland Sea, Japan[*1]

Goro YOSHIDA

Abstract *Sargassum horneri* is one of the main components of *Sargassum* beds which play important roles in the coastal fisheries resource enhancement. Differentiation in seasonality, mainly in maturation season, has been known among local populations of this annual species, although ecological information about them has been rare. In the western Seto Inland Sea, spring-maturing populations, which is the common type in the western part of Japan, and autumn-maturing populations have been reported to coexist in the same sea area. The present study was conducted to investigate the ecological and physiological backgrounds of the phenological differentiation among *S. horneri* populations in and around Hiroshima Bay. The outline of the study is as follows;

1. Seasonal differences in growth and maturation were observed among *S. horneri* populations inhabiting along the transect from the innermost to the exterior area of the bay. Populations in the inner area started marked increase in plant length due to rapid stem elongation in summer, and mature in autumn to early winter. On the contrary, populations at the mouth or exterior area of the bay started to elongate in autumn, and although receptacle formation began during winter, the peak of gamete release was in spring. Transplant experiment indicated that the maturation season of the population was an inherent feature, which was not affected by ambient conditions at the transplant site.

2. The difference in seasonality between spring- and autumn-maturing populations was attributable to the different seasonal course of their developmental stages in their respective life cycles. Plant reaction to various daylength and temperature, which are important factors regulating algal seasonality, was examined on each developmental stage, *i.e.*, the early developmental stage, the rapid elongation stage and the maturation stage. The two type populations reacted quite differently, especially to daylength conditions. For spring-maturing populations, stems elongated under 12h-day or shorter day conditions and receptacle formation was more promoted under longer day conditions within 8 h- to 14 h- day conditions. Growth and maturation of the autumn-maturing populations, on the contrary, were day-neutral.

The inherent characteristics of their maturation seasonality were also observed in the outdoor culture experiments of refrigerated (stocked under low temperatures for certain durations) and forced (promoted growth in incubators) seedlings. The seedlings kept their original seasonality of maturation despite the control procedures described above.

3. The seasonal mortality and colonization ecology was investigated at each habitat of a spring- and autumn- maturing population.

For both populations, the mortality rate was high just after the embryos attached to the

2005年8月1日受理（Received on August 1, 2005）
[*1] 京都大学審査学位論文（投稿に際し投稿規程に添って一部修正した）
[*2] 瀬戸内海区水産研究所　〒739-0452　広島県佐伯郡大野町丸石2-17-5（National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Maruishi 2-17-5, Ohno, Saeki, Hiroshima 739-0452, Japan）

substrata, and when plants began to elongate. The autumn- maturing population had to spend winter and early spring as germlings, which is generally regarded to be a stage of high mortality. However, germling mortality rate of the autumn-maturing population was low during winter and early spring, though their growth was very slow due to low temperature. Survival in this early developmental stage enables them to establish a stand in their habitat.

Experimental blocks were set monthly or bimonthly to investigate seasonal algal colonization at habitats of the two *S. horneri* populations. At a habitat of the autumn-maturing population, colonization of *S. horneri* had been inhibited on the blocks placed in summer during 3 years because of the stable establishment of perennial red algae on summer blocks. Competition with these red algae was considered to affect seasonal chance of colonization and could be a selection pressure on the maturation seasonality of *S. horneri*. On the contrary, at a habitat of spring-maturing population, *S. horneri* succeeded to colonize and grow on all blocks despite of season the blocks were placed. Alternate change in physical conditions at the habitat, *i.e.*, moderate turbulence by waves in winter and calmness in spring, was considered to be advantageous for colonization and survival of *S. horneri* embryos released in spring, through the reestablishment of algal succession on substrata.

As a conclusion, seasonality differentiation among *S. horneri* populations in and around Hiroshima Bay is ecotypic, which is based on genetic difference rather than phenotypic plasticity. They have developed different physiological mechanisms related to their different seasonality. Seasonality ecotype of *S. horneri* in the study area could be an adaptive form to the ecological conditions at each habitat, to ensure sustainable establishment of the populations.

Key Words: *Sargassum horneri*, phenology, ecotypic differentiation, populations, seasonality in growth and maturation

目　次

第1章　序　　論
第2章　広島湾とその近傍におけるアカモクのフェノロジーと個体群間変異
　2－1　広島湾奥及び湾口部のアカモク個体群の成長と成熟
　2－2　広島湾湾奥から湾口・湾外部における年間成長パターンと成熟時期の変異
　2－3　生活史の異なる個体群の生育地における水温，栄養塩環境
　2－4　同一場所に移植したアカモク4個体群の種苗の成長と成熟
第3章　培養下における生活史と環境要因との関係及びその個体群間比較
　3－1　初期成長に及ぼす温度・光量の影響及びホンダワラ類他種との比較
　3－2　茎伸長に及ぼす光周期・温度の影響
　3－3　生殖器床形成に及ぼす光周期・温度の影響
　3－4　冷蔵・促成種苗の育成及びその成長と成熟
第4章　群落形成をめぐる両生育地の生態学的特性の解明及びその比較
　4－1　広島湾奥及び湾口部の個体群における個体密度の季節変化
　4－2　生育地におけるアカモク群落の形成実験－Ⅰ．広島湾奥部におけるアカモク及び他海藻の入植特性－
　4－3　生育地におけるアカモク群落の形成実験－Ⅱ．広島湾口部におけるアカモク及び他海藻の入植特性－
第5章　総合考察
要　約
謝　辞
文　献

第1章　序　　論

褐藻綱ヒバマタ目のホンダワラ科及びウガノモク科に属する大型海藻類は，一般的にホンダワラ類と呼称

され，我が国沿岸の岩礁域にガラモ場と呼ばれる大きな群落を形成する（吉田，1984a）。ガラモ場は高い一次生産力を有し，またその複雑な藻体及び群落の構造が多くの生物に生息の場を提供するために，漁業生産において極めて重要な場所と認識されている（徳田ら，1987）。しかし近年，沿岸開発，海域汚濁，磯焼け等様々な要因でガラモ場は減少しており，その回復のために各地で様々な手法によるガラモ場の人為的な造成が試みられている（月舘，1985；徳田ら，1987；寺脇ら，2002）。我が国においては，その生態学的重要性と，造成・増殖の応用学的な見地から，これまで多くのホンダワラ類の個体群生態について調査報告がなされている（e.g., Mukai, 1971；谷口，山田，1978；名畑ら，1981；Umezaki, 1983, 1984a, 1984b, 1985a, 1985b, 1986；寺脇，後藤，1986；大野ら，1990；Murase and Kito, 1998；Murase *et.al.*, 2000；,etc.）。

ホンダワラ類の藻体構造は，付着器や茎，主枝，葉といった高等植物の器官に似た部分に分化し，葉の変形した気胞の浮力により水中に直立している。直立する藻体の主軸を構成するのは茎と主枝であるが，それらの形成様式は種により極めて多様である（吉田，1984a, 1984b）。アカモク *Sargassum horneri*（Turner）C. Agardh やシダモク *S. filicinum Harvey* 等においては，長く伸長する茎が直立する藻体の主軸であり，主枝は無く，茎に沿って側枝を形成する。アカモクやシダモクは１年生の種であり，成熟終了後は枯死しその付着器ごと完全に流失する。一方，他の多くの種においては，様々な形状の付着器から比較的短い茎を直立させ，さらに茎から複数の主枝を直立させる。これらの種の多くが多年生であるが，一般的には付着器と茎のみが多年生で，茎から伸長した主枝は約１年で成熟し，その後枯死脱落する（Yoshida，1983；吉田，1984b, 1985）。我が国沿岸のホンダワラ類においては，一般的にこのような直立部，すなわちアカモク等における茎や，他の種における主枝の伸長は，年間のある特定の季節に顕著に認められる現象である（梅崎，1985；鰺坂，1997）。

一方，直立部が一定の伸長を経た後，ホンダワラ類の枝上には，内部に卵もしくは精子を形成する生殖器巣が多数集まってできた生殖器床が形成される（吉田，1984b）。ホンダワラ類の雌雄性も種により多様であるが，多くの種が雌雄異株であり，雄性の生殖器床から放出された精子と，雌性生殖器床上に押し出された卵とが受精する。受精卵は卵割を開始して幼胚となり，底部に切り出された仮根細胞から仮根を伸長させ，やがて生殖器床から離れ海底の基質に着生し，発芽する（吉田，1984a）。このような，生殖器床の形成と卵・精子の放出が行われる成熟期に関しても，生態学的あるいは増殖学的観点等から多くの種において調査されている（四井ら，1984；難波，奥田，1992）が，種や海域により違いは見られるものの，毎年ある特定の季節に繰り返されている（梅崎，1985；鰺坂，1997）。

海藻類の直立部の形成・伸長に代表される成長や，生殖器官の形成がある特定の季節に起こることについては，多くの種について知られている。個体群の生態学的調査及び培養実験による検証等から，特に日長時間や水温等，季節的に変動する環境要因が，成長・成熟の開始の「引き金」として作用していることが報告されている（Henry, 1988；Lüning and tom Dieck, 1989）。

大型褐藻類については，コンブ目の種について，その成長・成熟の開始と，光周期・水温・栄養塩濃度等環境要因との関連について詳細に調べられており（Chapman and Craigie, 1977；Lüning, 1986, 1988），近年ではいくつかの種において，光周期を同調因子とした内在的な成長の概年リズムの存在が明らかにされている（tom Dieck, 1991；Lüning and Kadel, 1993）。一方，同じ大型褐藻のホンダワラ類については，その成長・成熟と環境要因との関係の解明は遅れてきたと言わざるをえない。その理由としては，幼胚から成熟に至るまでの生活史を通じた培養が困難であったこと，藻体が大型なため環境条件を制御した実験系を組むのが難しいこと等があげられる。しかし，天然の個体群における生態学的調査や，藻体の１部を用いた培養実験等により，成長・成熟と様々な環境要因との関係について，少しずつ知見が集まっている。

国内では福井県小浜湾における生態学的調査から，同海域に生育する数種のホンダワラ類の主枝伸長と成熟について水温との関連性を見出した梅崎（1985）の例や，アカモクとウミトラノオ *S.thunbergii*（Mertens ex Roth）Kuntze の卵細胞の成熟と温度との関係を明らかにした小河（1982，1983）の研究例などがある。また国外においては，ハワイ産ホンダワラ類３種においてその生育地の低水温期に成熟が引き起こされている例（De Wreede, 1976），また南フロリダの *S.pteropleuron* Grunow の個体群において，日長の変化が成熟と関連性を有している例（Prince and O' Neal, 1979）等が報告されている。また，我が国から欧米諸国沿岸に広まり，害藻とされているタマハハキモク *S.muticum*（Yendo）Fensholt については様々な側面から研究がなされており，そのうち，Deysher（1984）の研究は，地理的に大きく離れた水温環境の異なる４つの生育地において個体群の成長と成熟期を調べ，成熟にいたるまでの日積算温度を比較した。一

方，Hales and Fletcher（1990）は，タマハハキモクの側枝を様々な光・温度条件下で培養し，日長時間の増加が生殖器床の形成開始の引き金となっていることを示唆した。

このような中で1990年代に入り，Uchida *et al.*（1991），Uchida（1993）が室内培養によるタマハハキモク及びアカモクの生活史の完結に成功した。Uchida 等の一連の研究において鍵となったのは，培養中の光周期の変換であった。その培養実験においては，20℃の定常温度の下，15時間明期－9時間暗期（15hL －9hD）及び9時間明期－15時間暗期（9hL －15hD）の2条件の光周期が試されたのみであったが，両種とも9hL －15hD 条件下でそれぞれ茎・主枝の直立部を形成・伸長し，またある程度茎を伸長させた後15hL －9hD 条件下に移し培養することにより，始めて生殖器床を形成した（Uchida *et al.*, 1991；Uchida, 1993）。これらの結果は，成長・成熟の開始といった「生活史の進行」に日長の変化が大きく影響していることを示唆するものであった。

このように成長・成熟の開始に関連する環境要因について研究が進められる一方で，生育環境の異なる同種の地域個体群間において，成長・成熟の時期が多様であることも，知られてきた（Umezaki, 1974；新井ら，1985；Espinoza and Rodriguez, 1987；鰺坂，1997；栗原，飯間，1999）。ホンダワラ類には分類学的な混乱の原因ともなっている形態変異（Kilar and Hanisak, 1988；Kilar, 1992）をはじめ，様々な形質において種内変異の例が報告されており，多くは遺伝的な分化によるものであるとされている（Paula and Oliveira, 1982；Peckol and Ramus, 1985；De Ruyter van Steveninck and Breeman, 1987）。個体群間における成長・成熟時期の違いについても，遺伝的な分化による可能性が考えられるが，多くの場合それらの個体群に関する生態学的調査が行われていないため，その実態はほとんど未知のままである

アカモクは我が国温帯域の沿岸に広く分布して最も普通に見られる種であり（吉田，1985），波静かな海域の水深0－2mの比較的浅い水深帯において，岩礁や砂泥域に集積した礫等を着生基質とし優占群落を形成する（寺脇ら，2001）。1年生であるが成長が早く，その生産力は極めて高い（谷口，山田，1988）。また多くの魚類の「ゆりかご」として機能する流れ藻の主要な構成種でもある（大野，1985）。日本海側では食用とする地域があり（池原，1987），また近年その藻体成分中に骨形成促進作用や抗ウイルス活性が発見され，機能性食品資源として期待されている（Preeprame *et al.*, 2001；Uchiyama and Yamaguchi, 2002）。

アカモクには，生育地間で大きな形態の変異が見られ（吉田，1985），成熟期についても西日本では春であるが，北海道では初夏に成熟する（吉田，1998）。このような地理的に大きく離れている海域間に見られるアカモクの成熟期の違いは，それぞれの海域の水温環境の違いによると考えられている（小河，1985；鰺坂，1997）。しかし，瀬戸内海においては，西日本沿岸域で普通に見られる春季に成熟する個体群が主要である（河本，富山，1968；山口県内海水産試験場，1974；Yamauchi, 1984；吉川；月舘，1987）が，広島湾とその近傍海域においては，秋季に成熟するアカモクが存在することが報告された（高場，溝上，1982；奥田，1987）。また同様の報告は，東北地方の松島湾でもなされており（五十嵐，蔀 1995），これらによると，同一海域に異なる成熟時期を有した個体群が共存していることになる。

アカモクは，前述のように付着器から直接茎が伸長するという，ホンダワラ類の中においては比較的単純で特殊な形態を有しており，気胞の形状が異なるだけのシダモク（沢田，1955；吉田，1985）を除いては近縁種が無く，分類学的な混乱がほとんど無い。従って，ホンダワラ類の地域個体群間の多様性の把握とその分化過程の研究の端緒としては，良い材料であると考えられる。さらに，前述のように我が国沿岸に広く分布し各地の生態学的知見が多いこと，培養下における成長・成熟の制御についてすでに基礎となる知見が得られていること，1年生で成長が早いため実験系を組みやすいこと等の理由から，種内の生理・生態学的多様性を把握する上で便宜がよいと考えられる。

本研究においては，広島湾及びその近傍海域を研究現場として，多様な成長・成熟時期を示すアカモク個体群の存在について，その実態を明らかにし，それぞれの生活史の進行に関わる環境要因を明らかにする。そして個体群間における多様な成長・成熟時期の分化機構について考察を加えていく 序論に続いて，第2章では，広島湾及びその近傍海域における成熟時期の異なるアカモク個体群の，これまで必ずしも明瞭でなかった生態学的特性と分布を明らかにする。第3章においては，アカモクの生活史をいくつかのステージに分類し，主に培養の手法を用いてそれぞれのステージと光周期や温度等環境要因との関わりを調べ，異なる成長・成熟時期を示す個体群間で比較する。第4章においては，異なる成熟時期を有するアカモク個体群の生育地において，着生基質を設置して群落の形成過程を観察し，それぞれの個体群の生活史と生育地の生態学的特性との関係について考察を加える。

第２章　広島湾とその近傍におけるアカモクのフェノロジーと個体群間変異

アカモクは，我が国温帯域沿岸に広く分布しており，これまでに北海道忍路湾（丸伊ら，1981），松島湾（谷口，山田，1988），三浦半島小田和湾（寺脇，1986），小浜湾（Umezaki, 1984a），瀬戸内海（河本，富山，1968；Yamauchi, 1984；吉川，月舘，1987），鹿児島湾（寺脇ら，1983）等において生態学的研究や藻場造成試験が試みられている。一般的に，アカモクは西日本では春に成熟するが（吉田，1998），東北地方の松島湾では５−７月に成熟し（谷口，山田，1988），さらに北海道では６−８月に成熟する（丸伊ら，1981）。このような地域による成熟時期の差異は，生育地における水温の違いによるものと考えられている（小河，1985；鰺坂，1997）。

しかし，上記のような成熟時期の地理的勾配が認められる一方で，いくつかの海域においてアカモクの成熟時期は，もう少し複雑であるという報告もなされてきた。瀬戸内海のアカモクの成熟期は，西日本で一般的な春季であるとされてきた（河本，富山，1968；山口県内海水産試験場，1974；Yamauchi, 1984；吉川，月舘，1987）が，1980年代に瀬戸内海西部の山口県柳井市沿岸及び広島湾内の黒島において，秋季（10-12月）に成熟するアカモクが報告された（高場，溝上，1982；奥田，1987）。このようなアカモクは「秋季に成熟する」アカモクと呼称されて一般的な「春季に成熟する」アカモクとは区別され，光合成能の比較や生活環完結技術を用いた交配実験等が行われた（奥田，1987；本多，奥田，1989；Okuda and Satoh, 1989；Uchida and Arima, 1993）。瀬戸内海以外では，松島湾においても冬季を中心に成熟するアカモクが発見され，「冬季成熟群」として同湾内の「春季成熟群」と区別されている（五十嵐，蔀，1995）。これらのアカモク個体群は，同一あるいは近傍海域に生育するため，その成熟時期の相異がそれぞれの生育する場所の水温環境の違いによるものであるとは考えにくい。

しかし，同一あるいは近傍海域に生育し，異なる成熟時期を示す個体群について，それぞれの生態学的特性が詳細に比較された例はこれまでほとんど無い。瀬戸内海における「春季に成熟する」あるいは「秋季に成熟する」アカモクといった呼称は，必ずしもそれぞれの個体群の詳細な生態学的調査に基づいた定義ではない。言わば「１年のある時期に生育地を訪れた結果，生殖器床を保有した藻体が存在していた」という，不定期かつ偶然の観察によるものであり，群落全体を網羅した詳細な調査も行われていない。従って，まずそれぞれの個体群において成長の年間パターンや成熟時期等の生態学的特性を把握し，個体群間の違いを明らかにしなければならない。

本章においては，瀬戸内海西部の広島湾及びその近傍海域において，成熟時期の異なるアカモク個体群について，その生態学的特性を把握する。まず２－１節においては，成熟時期の異なる２つのアカモク個体群において，それぞれ２年間にわたって個体群の成長，成熟率の季節変化について調査し，比較を行う。２－２節においては，広島湾の湾奥から湾口・湾外にかけての６つの調査点，ならびに近接する柳井湾の湾奥と湾外の各調査点において全長と成熟率の季節変化を明らかにし，調査海域内における成熟時期の異なる個体群の分布の傾向を明らかにする。２－３節においては，成熟時期の異なる個体群の生育地間において水温・栄養塩の季節変化を観測し，個体群の季節消長との関連を考察する。さらに２－４節においては，成熟時期の異なる個体群の中から代表的な４生育地の個体群を選び，幼胚を採取して同一生育場所で育成し，その成長・成熟の様子を比較する。

２－１　広島湾奥及び湾口部のアカモク個体群の成長と成熟

広島湾の湾口部に位置する屋代島においては，水産庁南西海区水産研究所を中心として，海底上に人工的な着生基質を設置することによる藻場造成試験と，造成後の生物濃集効果等を明らかにする生態学的研究が行われてきた（吉川，1985，1987；松永ら，1992；山本ら，1999）。同地における試験研究はその後瀬戸内海区水産研究所に引き継がれ，すでに20年以上継続している。造成試験と並行して近傍の天然岩礁上のホンダワラ類の生態学的調査も行われており，同所のアカモクは３−５月に生殖器床を形成し，西日本では一般的とされている春季に成熟する個体群であることが明らかになっている（吉川，月舘，1987）。

一方，広島湾の最奥部に近い大野瀬戸に面する人工護岸域においても，海藻類の植生等の生態学的調査が行われている（寺脇ら，1998）。同所においては，アカモク，タマハハキモク，ノコギリモク *Sargassum macrocarpum* C.Agardh 等のホンダワラ類の生育が見られるが，奥田（1991）は同所のアカモクを「秋季に成熟する」アカモクと報告している

本節においては，異なる成熟時期の報告がなされている広島湾奥部（大野）と湾口部（屋代島）の２つのアカモク個体群について，成長の年間パターンや個体群内における成熟の進行等について調査し，比較を行った

材料と方法

Fig.1に本研究の調査地である広島湾の大野及び屋代島の位置を示す。両地点間の距離はおよそ40kmである。

広島湾の湾奥部に位置する大野の調査地は，厳島と広島県大野町の間にある大野瀬戸に面し，埋立地の周囲を囲むように作られた人工護岸域（広島県佐伯郡大野町丸石）であり，年間を通じて波静かな海域である。最大潮位差は5月の大潮時に4m程度と大きい。護岸の基盤となっている石積みマウンドの斜面が潮間帯になっており，マウンドの下部から泥分の多い砂泥質の海底が始まっている。マウンド縁辺部の水深0－1mの海底に集積した小礫やカキ殻等が，アカモクの着生基質になっており，その分布はマウンドに沿った幅2－3mの帯状を呈している。マウンド斜面の上部にはアナアオサ *Ulva pertusa* Kjellman，また斜面下部から砂泥上の基質にはマクサ *Gelidium elegans* Kützing 等の紅藻類の生育も見られる。アカモクと同じ生育帯にはタマハハキモクも混生し，ノコギリモクも若干生育する。

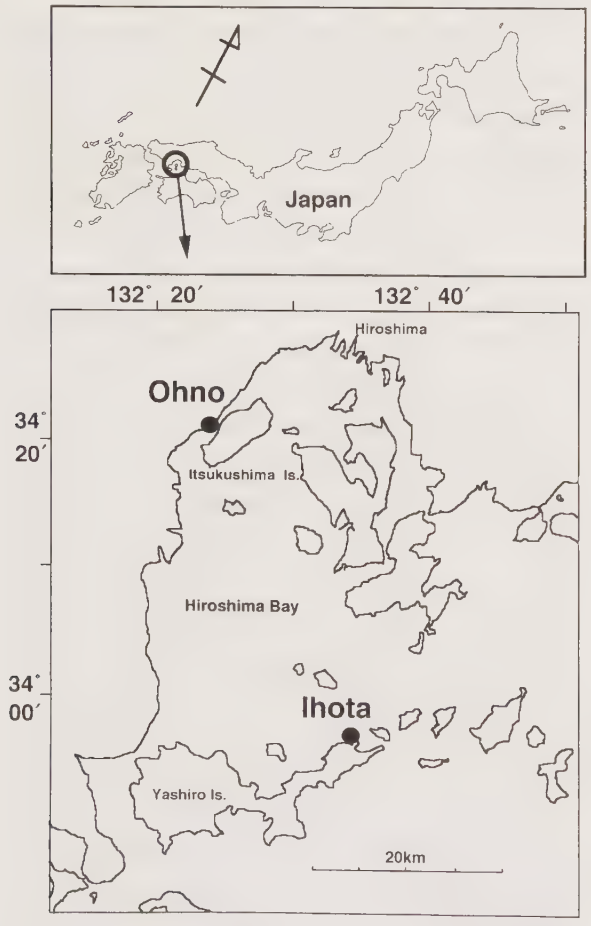


Fig. 1. Location of the study sites of two populations of *Sargassum horneri* in Hiroshima Bay, Seto Inland Sea, Japan.

一方，広島湾口部にある屋代島の調査地は，同島の北岸に位置している伊保田（山口県大島郡東和町，Fig. 1）である。北向きに海に面している同調査地は，特に冬季に北西からの季節風によって引き起こされる風波にさらされることが多い。沿岸道路の整備に伴なって形成された傾斜護岸の下部から砂質の海底が続き，その上に大小様々な礫が沖合い距離20-30m，水深0－2mの範囲に集積している。アカモクは，砂底上に分散した大きさの様々な礫の上に着生しているため，その分布はパッチ状を呈している。アカモクの他，群落内にはトゲモク *Sargassum micracanthum*（Kützing）Endlicher，ジョロモク *Myagropsis myagroides*（Mertens ex Turner）Fensholt 等の混成も若干見られる。

アカモクの生態学的調査は，大野においては1995年6月から1997年6月まで毎月行われた。また伊保田においては，悪天候のため中止となった1998年1月および2月を除いて，1996年6月から1998年6月まで毎月行われた。

両調査地のアカモクの分布状況が異なるため，藻体の採集においても異なる手法を採用した。大野においては，護岸マウンドに沿った帯状の群落を潜水により概観し，良好な成長を示している大型の個体を10-15個体選別した後，付着器を着生基質から丁寧にはぎとって採集した。伊保田においては，群落中のアカモクのパッチの中から，比較的大き目の3から4のパッチをランダムに選び，その中の藻体を全て基質から刈り取って，合計30-60個体のアカモクを採集した。採集したアカモクは直ちに瀬戸内海区水産研究所に持ち帰った。採集した全個体の全長を測定し，大野，伊保田の個体群とも，全長の大きい方から10個体を選び，乾燥機で85℃で恒量に達するまで乾燥させ，乾重量を測定した。

成熟期には，生殖器床を保有する個体の割合を求めることによって，個体群の成熟率を求めた。「生殖器床を保有する」という基準においての生殖器床とは，形成開始直後の雌雄の判別が出来ない未熟なものから，雌性のものでは完熟し盛んな放卵を行っているもの，また卵・精子の放出がすでに終了しているものまで，様々な発達段階のものを含んでいる。伊保田の個体群においては，採集してきた全個体（30-60個体）について生殖器床の有無を確認した。また，採集個体数の少ない大野の個体群については，潜水調査時に基質上に生育している40-50個体をランダムに選び，水中で各個体の全長の測定と生殖器床の有無を確認し，個体群の成熟率を求めた。

調査期間中の両調査地における表層水温を月1-2回の割合でポータブル塩分水温計 Model-602（YEO-KAL Electronics Pty Ltd, NSW, Australia）にて測定した。

結　果

両調査地における調査期間中の水温を Fig. 2に示す。一般的に夏季の水温，特に表層水温は広島湾の奥部の方で高く（環境庁，1988），本調査における測定においても同様の傾向が認められた。大野においては8月に年間最高の27-28℃を記録し，最低は2月の10℃であった。一方，伊保田においては8-9月に年間最高の25-26℃を記録し，2月に10℃程度の年間最低値を記録した。

両調査地のアカモクの全長，重量の季節変化を Fig. 3に，また全長，重量の日間増加量の季節変化を Table 1に示す。各プロットは，採集した全個体のうちの全長の大きい10個体の平均値であるが，各個体群の年間の成長パターンを明瞭に表現していた

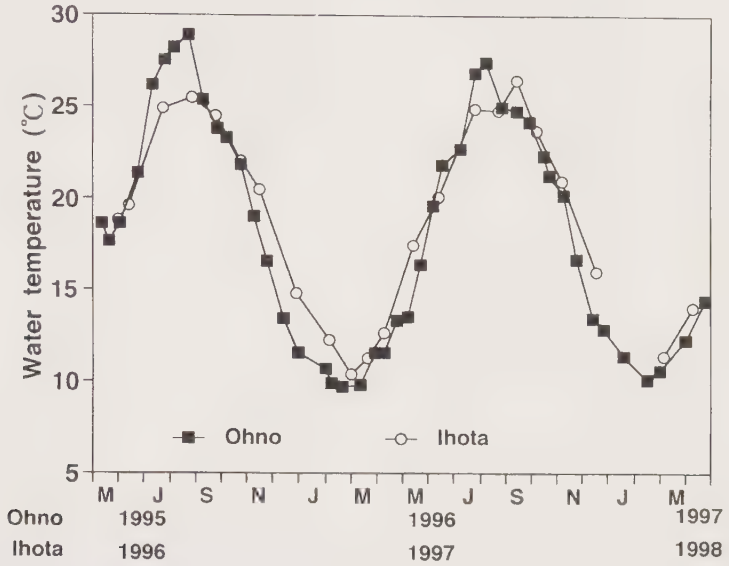


Fig. 2. Seasonal change of surface water temperatures at the two study sites.

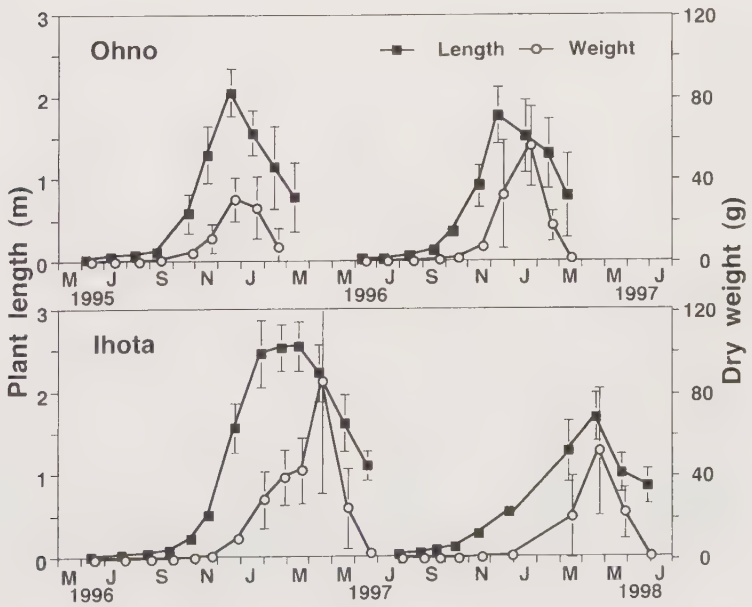


Fig. 3. Seasonal change of plant length and dry weight of the two *S. horneri* populations in Hiroshima Bay. Data are means with S.D. for the ten largest plants in length at each survey.

Table 1. Seasonal change of daily increase in plant length and weight of the two populations of *Sargassum horneri* in Hiroshima Bay. Data are calculated from the mean length and weight of the ten largest plants in length during each survey

	Ohno population			Ihota population	
	Length (mm / day)	Dry weight (g / day)		Length (mm / day)	Dry weight (g / day)
1995 Jun. 7 – Jul. 8	0.75	0.00	1996 Jun. 13 – Jul. 23	0.23	0.00
Jul. 8 – Aug. 10	0.76	0.00	Jul. 23 – Aug. 27	0.71	0.00
Aug. 10 – Sep. 7	1.12	0.01	Aug. 27 – Sep. 24	1.15	0.00
Sep. 7 – Oct. 19	11.3	0.09	Sep. 24 – Oct. 23	4.57	0.01
Oct. 19 – Nov. 13	28.7	0.30	Oct. 23 – Nov. 14	13.4	0.04
Nov. 13 – Dec. 13	25.2	0.63	Nov. 14 – Dec. 18	30.9	0.26
Dec. 13 – Jan. 11	−17.1	−0.13	Dec. 18 – Jan. 23	25.0	0.52
1996 Jan. 11 – Feb. 9	−14.3	−0.66	1997 Jan. 23 – Feb. 18	2.87	0.42
Feb. 9 – Mar. 7	−14.0	–	Feb. 18 – Mar. 13	0.67	0.14
			Mar. 13 – Apr. 9	−12.0	1.60
			Apr. 9 – May 12	−18.3	−1.86
			May 12 – Jun. 12	−16.8	−0.71
1996 Jun. 5 – Jul. 4	0.02	0.00			
Jul. 4 – Aug. 6	0.96	0.00	1997 Jul. 24 – Aug. 21	0.57	0.00
Aug. 6 – Sep. 9	2.27	0.01	Aug. 21– Sep. 11	1.61	0.00
Sep. 9 – Oct. 4	8.99	0.04	Sep. 11 – Oct. 6	1.39	0.00
Oct. 4 – Nov. 6	17.2	0.18	Oct. 6 – Nov. 5	5.53	0.02
Nov. 6 – Dec. 2	32.8	0.98	Nov. 5 – Dec. 12	6.33	0.02
Dec. 2 – Jan. 7	−6.99	0.66			
1997 Jan. 7 – Feb. 6	−6.99	−1.29	Dec. 12 – Mar. 4	9.43	0.24
Feb. 6 – Apr. 3	−20.6	−0.64			
			1998 Mar. 4 – Apr. 9	11.5	0.88
			Apr. 9 – May 14	−19.3	−0.85
			May 14 – Jun. 16	−4.83	−0.63

湾奥部の大野においては，6月の調査時にアカモクの幼体がアナアオサやマクサ等紅藻類に混じり，初めて観察された．観察されたアカモク幼体の全長は2 cm 程度であり，多くの個体においては，すでに明瞭に分化した茎が観察された。夏季の間は幼体の成長は極めて緩慢であり，全長の日間増加量は1 mm／日程度であった（Table 1, Fig. 6a)。9月以降，茎が急速に伸長し，全長が大きく増加し始めた。同時に側枝の形成・伸長も活発に行われた。急速な伸長は全長が12月に年間最大に達するまで続き，1995年の年間最大全長は205cm，また1996年には177cm であった（Fig. 3, Fig. 6b)。9月から12月までの藻体全長の日間増加は，8.99-32.8 mm／日であった。1995，1996年とも11月下旬に生殖器床を保有した個体が出現し，放卵も観察されたが，12月以降藻体は急速に衰退し，葉や気胞，枝の脱落が始まった。2月には，大量の着生藻類に覆われ，ほとんど茎のみになった藻体が海底に横たわっていた．藻体の重量の季節変化も全長の季節変化と同様の傾向を示し，特に全長が年間の最大に達し，多数の生殖器床が形成される11月から12月にかけての藻体重量の日間増加は0.63-0.98g／日と大きかった（Table 1)。藻体重量の年間最大値は1995年の世代は同年12月に，また1996年の世代は1997年1月に記録された。

一方，湾口部の伊保田においては，全長1-2 cm の幼体が1996年は6月に，1997年は7月に基質の上に観察された（Fig. 6c)。夏の間は伊保田においても成長は1 mm／日程度と緩慢であった（Table 1）が，秋から冬にかけて，急速な全長の増加が見られた（Fig. 6d)。1996-97年の世代は，10月から1月にかけて急激に成長し，1月下旬以降全長の増加は鈍ったが，3月に年間最大の254cm に達した．10月から1月にかけての全長の日間増加は13.4-30.9mm／日であり，特に11-12月が顕著に大きかった（Fig. 3, Table 1)。一方，1997-98年の世代は，冬季の成長の鈍化は観察されず，翌年の4月まで全長の増加は続いた。しかし，1997-98年の世代の10月-3月の全長の日間増加は5.53-11.5mm／日と，前年の世代に比較して小さく，結果的に1998年4月に記録された年間最大長169cm は前年に比較して非常に小さかった（Fig. 3, Table 1)。藻体重量は，1996-97年，1997-98年の世代とも，4月に年間の最大に達した（Fig. 3)。生殖器床の形成を開始した個体は1996-97年の世代では1月に，また1997-98年の世代では2月に初めて観察されたが，後

述するように冬季の間成熟の進行は緩やかで，多くの個体において生殖器床は未熟のままであった。成熟は3月から4月の間に一気に進行し，ほとんどの個体が肥大した生殖器床を多数保有するようになった。3－4月の間の藻体重量の増加は大きく，日間増加は1996-97年の世代は1.60g／日，1997-98年の世代は0.88g／日と，他の季節と比較して極めて大きかった(Table 1)。成熟終了後，アカモク藻体は急速に衰退し，葉・気胞が落ちて浮力を失い，海底に横たわった。6月にはわずかに茎の部分の残った藻体が海底に見られるのみであった。

Fig. 4に大野，伊保田の両アカモク個体群の成熟率の変化を示す。大野においては，1995年，1996年とも11月下旬に生殖器床を保有した個体が観察され，雌性個体ではすでに卵を生殖器床の表面に放出しているものも見られた。両年とも11月初旬に行った調査時には，生殖器床の形成はまだ見られていなかったため，成熟の進行は数週間の間に急速に起こったものと思われた。1995年12月の中旬には80%以上の個体が生殖器床を保有し，雌性生殖器床からは盛んな卵の放出が見られた。1996年1月には成熟率はほぼ90-100%に達し，放卵も引き続き観察されたが，すでに藻体の衰退と部分的な流失が始まっていた。個体群の成熟の進行は翌年もほぼ同様であった。

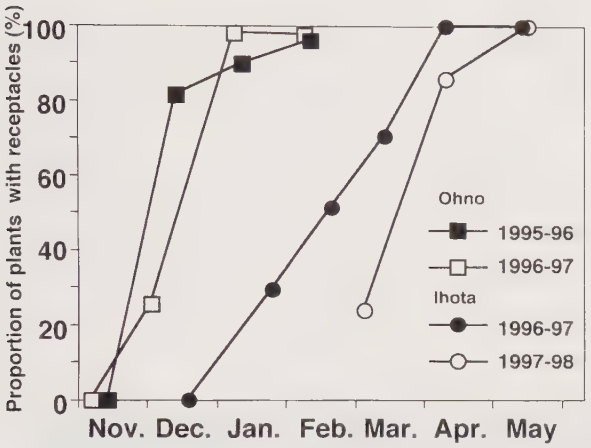


Fig. 4. Seasonal variation of the proportion of plants with receptacles in the two *S. horneri* populations.

伊保田では，1996-97年の世代においては，1997年1月に大型の個体においてすでに生殖器床の形成を開始したものが観察された。同年2月には生殖器床の保有率は51%に達したが，ほとんどの生殖器床は未熟なものに留まり，雌雄性の判別が困難であった。3月には成熟率は70%に達し，放卵する個体も見られるようになった。4月には成熟率は100%に達し，盛んな放卵が多くの雌性個体で観察された。5月にはすでに藻体の衰退・流失が観察されたが，放卵は依然残存した個体において続いていた。1997-98年の世代の成熟の傾向は，前年（1996-97年）とは若干異なり，季節的な進行は遅れ気味であった。1998年3月に成熟率はようやく24%，同年4月でも86%であり，5月にようやく100%に達した（Fig. 4）

Fig. 5に両個体群における個体の全長の頻度と成熟の季節的推移を示した。大野の個体群については1995年の11月から1996年の1月まで，また伊保田の個体群

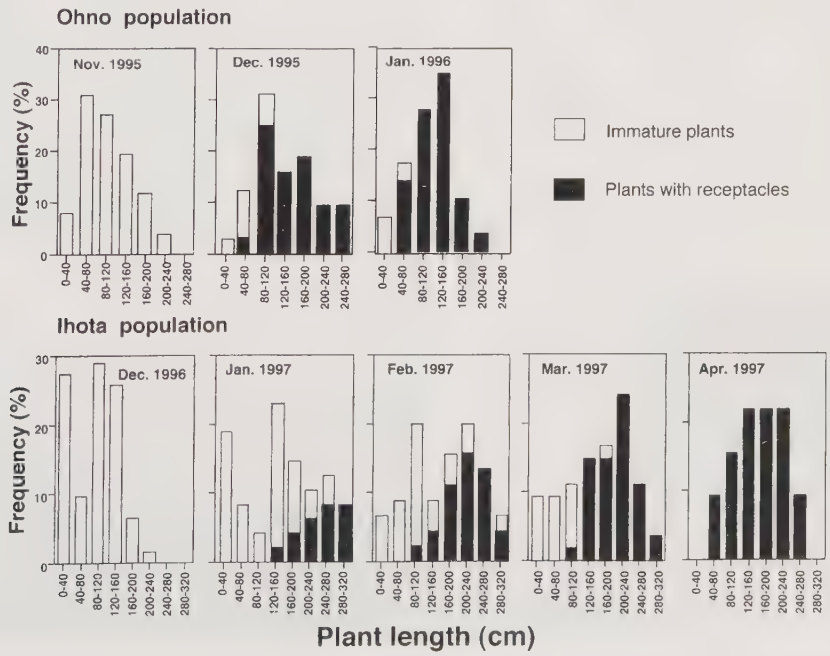


Fig. 5. Frequency distribution of plant length and maturation process in the two *S. horneri* populations.

については1996年12月から1997年４月までの結果について示してある。

大野の個体群においては，12月には全長のモードが80-120cmに，また１月には120-160cmのところにあった。12月には全長80cm以上のほとんどの個体が生殖器床を保有し，80cmより小さい個体の一部も成熟を開始していた。１月には40cm以下の個体を除いて，ほとんどの個体が成熟した。

伊保田においては，１月に全長が120cm以上の個体で生殖器床の形成が開始された。２月から３月にかけては，大型の個体において生殖器床の形成が進行するとともに，80-120cmの比較的小型の個体においても生殖器床の形成が開始された。４月には全長40cm以下の個体は存在せず，それ以上の個体では全長に関わらず全ての個体が生殖器床を保有していた（Fig. 5）。

考　察

本研究において調査した２つのアカモク個体群の成熟時期は明瞭に異なっていた。湾奥の大野の個体群においては，12月に藻体の全長は最大になった。生殖器床の形成は11月に始まり，卵の放出は11月下旬から１月まで観察された。一方，湾口の伊保田の個体群においては，３-４月に全長は最大になった。生殖器床の形成は冬季の間に開始されたが，活発な卵の放出は４月から５月に観察された。

湾奥の大野においては，全長２cm程度の幼体が６月に初めて見つかったが，個体群の成熟期から考えて幼胚は11月から１月に放出されており，半年近い長期にわたりアカモクは発芽体もしくは幼体で生存していたことになる。一方，湾口の伊保田においては，成熟期から２カ月後の６-７月にはすでに１-２cmになった幼体が多数，着生基質である礫の上で発見された。両個体群において共通していたのは，全長の増加が夏季の間は比較的緩慢であり，秋以降急速になったことである。

両個体群における秋からの急速な全長の増加は，茎の急速な伸長が開始されたことによる。全長の顕著な増加は，湾奥の大野個体群で若干早く，９月以降に開始され，湾口の伊保田の個体群においては，１-２ヶ月程度遅れて10月-11月に開始された。茎の伸長とともに，茎に沿って側枝が形成されていき，藻体の容量が大きくなり，群落が急速に発達していった。

アカモクの初期形態形成は寺脇ら（1983）により詳細に観察されており，幼胚は基質に着生後全縁の第

Fig. 6. Seasonal changes in plant appearance of *S. horneri* at the two habitats in Hiroshima Bay. Plants at the Ohno habitat in August (a), December (b), at the Ihota habitat in July (c), March (d).

1葉を形成し，その後は羽状に切れ込みのある葉をらせん葉序で次々と形成していく。その後，形成される葉と葉の間隔が徐々に伸長していき，茎として認められるようになるとされている。Uchida（1993）及びUchida and Arima（1993）は，アカモク培養藻体は短日条件下（9hL-15hD）で茎を分化・伸長させ，長日条件下（15hL-9hD）では，初期の葉を次々と形成するのみで茎の伸長は見られなかった，と報告している。中部から西日本海域に分布するアカモクにおいては，秋から冬に茎の伸長による急速な全長の増加が見られており（寺脇ら，1983；Umezaki, 1984a；寺脇，1986），Uchida（1993）は天然海域においても，秋から冬の日長条件の変化がアカモクの成長に影響していると推測している。今回調査した広島湾内の2個体群についても，秋以降急速な茎の伸長が開始されることでは，これらの知見と合致している。

一方，この急速な伸長が見られる時期には，日長時間の短縮とともに，水温も急速に降下する。梅崎（1985）は若狭湾のホンダワラ類に関する自らの生態学的研究，及び日本各地におけるホンダワラ類の生態学的研究から，暖海（沖縄），温帯，寒海（北海道）の海域ごとにホンダワラ類の主枝の伸長と水温の関係について考察した。それによると，温帯域においてホンダワラ類の主枝が伸長する時期は，ほぼ10-22℃の範囲にあり，年間変動において夏季及び冬季の最高・最低水温期からはずれた時期であるという特徴がある。また，様々な海域におけるアカモクの生態を見ると，中部－西日本では，茎の伸長は水温が20℃以下に降下する時期から始まる傾向がある（寺脇ら，1983；Umezaki, 1984a；寺脇，1986）。また北海道の忍路湾で急激に伸長する5－6月は水温が10℃以下から17-18℃まで上昇する時期に当たる（丸伊ら，1981）。下降期，上昇期の違いはあるものの，茎の伸長期の温度範囲は極めて似通っている。従って，日長だけでなく水温も茎伸長と関係があると考えられ，今後検討が必要である。

「秋季に成熟するアカモク」が始めて報告された山口県柳井市沿岸においては，9月に最大で全長2mに達する個体が観察されている（奥田，1987）。これによると同地においては，日長が年間で最も長く，水温の高い夏季に藻体の伸長が起こっていることになる。従って，瀬戸内海においては，成熟時期のみならず，夏季における藻体の伸長においても，異なる性質を示す個体群が存在する可能性がある。

アカモクの茎の伸長に伴う全長の増加は，それぞれの個体群が生殖器床の形成を開始するまで続いた。生殖器床の形成が進行するに伴い，伸長が停止する一方，藻体重量は急激 に増加した。同一個体群内においては，大型個体から先に成熟を開始する傾向があったが，個体群の成熟のピークにあたっては，個体のサイズに関わらず，ほぼ100％の個体が生殖器床を有していた 従って，サイズにより若干の時間的な差違があるものの，同一個体群内の個体間においては成熟の進行はほぼ同調していた。成熟終了後の枯死も極めて早く，卵・精子の放出後，個体群内の全ての個体が比較的短期間のうちに消失した。

成熟の開始には，水温とともに光周期が重要な役割を果たしているとする報告が多い。Uchida（1993）は，室内培養下では，茎の伸長の場合とは逆に，長日条件（15hL-9hD）下で生殖器床の形成が起こったとしている。しかし，今回大野の個体群では日長が年間でも最も短くなる時期に成熟し，また伊保田の個体群においても，成熟のピークは4月であるが，実際に生殖器床の形成はより日長時間の短い冬季の間に徐々に始まっていた。従って，光周期が成熟の開始に関わっているとしても，その有効領域は比較的幅広いか，あるいは他の要因と複合的に関わっている可能性が考えられる。前述のように，両個体群とも大きな個体から先に成熟を開始する傾向はあったが，成熟盛期には大野の個体群では全長40cm 以下の個体を除くほとんどの個体が成熟し，伊保田の個体群では40cm 以下の個体は存在せず，それ以上のサイズの個体は全て成熟した。従って，成熟の進行は個体群内ではほぼ同調していたと考えられ，やはり何らかの外部環境要因が成熟の開始に「引き金」的に関わっていると思われる。

しかし，伊保田の個体群の1997-1998年世代においては，前年の世代と比較して全長の増加は抑えられ，成熟の季節的進行も遅れ気味であった。この成長の遅れは，秋季の伸長 が前年と比較して低調であったことによる。このような成長の年変動がどのような要因により引き起こされているのかは現時点では不明である。しかし，成長の不順と成熟の遅れとの間には何らかの因果関係があり，従って生殖器床の形成の開始には「引き金」的要因 の作用だけではなく，成長と関連する何らかの生理的な準備が必要であることも示唆される。McCourt（1984）はホンダワラ属3種の野外観察により，これらの種の成熟の開始には threshold size があると論じている。

谷口，山田（1978）は，ヤツマタモク及びノコギリモク個体群の年間の生活史において，萌出期，伸長期，肥大期，成熟期等のステージが認められるとしている。今回の観察からも，アカモク個体群の年間の生活史においても次の4つの明瞭なステージが確認できた。1）初期成長期：幼胚の発芽から，初期の葉を連続的に形成する時期を経て，茎の形成まで。茎の伸長も認めら

れるが極めて緩慢である，2)伸長期：茎が10mm/日以上の急速な伸長を開始し，全長が大きく増加する。側枝の形成，伸長も活発で藻体容量が大きく肥大する，3)成熟期：生殖器床の形成を開始し，やがて卵・精子を放出する。藻体の伸長は緩慢になり，やがて停止し，藻体重量は大きく増加する。4)枯死期：卵，精子の放出を終了し，藻体は枯死・流失する。今回調査した2つの個体群間においては，上記の4つのステージを有することは共通しているが，その季節は大きく異なった。湾奥部の大野の個体群が秋季から冬季に成熟し，冬季から春季を初期成長期で過ごすのに対し，湾口部の伊保田の個体群において冬季は，藻体の成長は継続されるが生殖器床の形成も徐々に開始されるという，いわば伸長期と成熟期の移行期に当たり，春季の成熟のピークの準備段階にあると考えられる。

2－2 広島湾の湾奥から湾口・湾外部における年間成長パターンと成熟時期の変異

前節において，広島湾の2つのアカモク個体群，すなわち湾奥部の大野個体群と湾口部の伊保田の個体群の間に明瞭な年間成長パターンと成熟時期の違いが観察された。それぞれの個体群の年間の生活史において，初期成長期，伸長期，成熟期，枯死期の4つのステージが確認でき，大野の個体群は年間の最低水温期以前に成熟を終了し，冬季及び春季を初期成長期で過ごすこと，また伊保田の個体群は冬季を伸長期から成熟期への移行期として過ごし，春季に成熟のピークを迎えることなどが明らかとなった。このようなアカモク個体群間の年間成長・成熟時期の相違は，それぞれの生育地における環境条件の相違によることが考えられる。

特に広島湾の湾奥部と湾口部においては，海況，水質等において様々な環境条件が異なっている(環境庁，1988)。

広島湾のような比較的狭い海域の中で，年間成長・成熟時期の異なる個体群が生じてきた要因を解明するにあたって，まず調査対象の個体群を増やすことにより，個体群間の成長・成熟時期の違いが海域内でさらに多様なものであるかどうか確認することが必要である。また，年間成長・成熟時期の異なる個体群が海域内においてどのように分布しているのかを明らかにし，それぞれの個体群の生育環境の特性を把握することも必要となる。

本節においては，広島湾の奥部から湾口・外部にかけて6つの調査点を設定し，それぞれのアカモク個体群の全長・成熟率の季節変化について調査した。また，奥田（1987）により初めて「秋に成熟する」アカモクの報告された広島湾に隣接する柳井湾内と，柳井湾の外域の伊予灘にある平郡島においても補足的な調査点を設け，同様の調査を行った。

材料と方法

本研究の調査地として，広島湾奥部から湾口・湾外部にかけて，6つの調査地を設定した（Fig. 7, Table 2)。すなわち St.1（大野：広島県佐伯郡大野町丸石)，St.2（厳島：厳島青海苔浦)，St.3（阿多田島：阿多田島観音鼻)，St.4（柱島：柱島新宮鼻)，St.5（伊保田：屋代島北岸)，St.6（浅石：屋代島南岸）である。St.1（大野）及び St.5（伊保田）は，前節における2つの調査地と同じである。

6つの調査地は，広島湾奥部に位置する St.1から，広島湾を北西から南東の方向へほぼ縦断するように置かれている。St.1を基点にしたときの距離は，それぞれ 5 km（St.2)，10km（St.3)，30km（St.4)，40km（St.5）及び45km（St.6）である。St.1（大野）以外

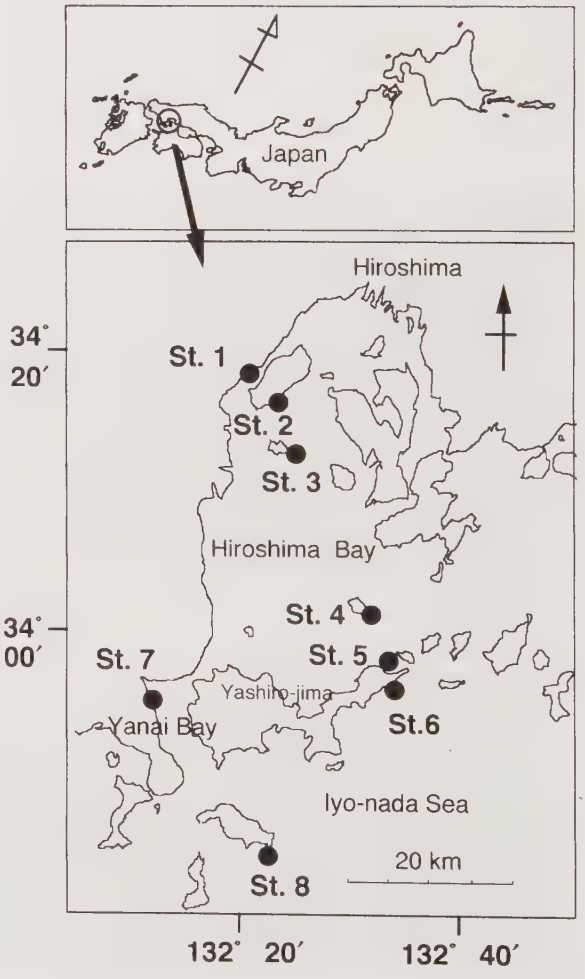


Fig. 7. Location of eight study sites of *S. horneri* populations.

Table 2. Study sites of *Sargassum horneri* populations in this study

Site number	Name of the sites	Substrata on which *S. horneri* was growing
St. 1	Maruishi, Ohno, Hiroshima	Artificially-built mound
St. 2	Aonori-ura, Itsuku-shima Is.	Cobbles or boulders on sandy bottom
St. 3	Kannon-bana, Atada-jima Is.	Cobbles or boulders on sandy bottom
St. 4	Shingu-hana, Hashira-jima Is.	Boulders on rocky bottom
St. 5	Ihota, Yashiro-jima Is.	Cobbles or boulders on sandy bottom
St. 6	Asaishi, Yashiro-jima Is.	Boulders on rocky bottom
St. 7	Iho-no-sho, Yanai, Yamaguchi	Cobbles or boulders on sandy bottom
St. 8	Iyamishima, Heigun-jima Is.	Boulders on sandy bottom

の調査地は全て島嶼部にあり，北方向に海に面したSt.5（伊保田）以外は，全て南方向に海に面している。屋代島南岸に位置するSt.6（浅石）は伊予灘に面している。特に北向きのSt.5においては，冬季には北西方面からの季節風により波浪の高い日が多い。

6つの調査地における調査は，1998年から1999年にかけての秋季（1998年11月30日－同年12月8日），冬季（1999年1月21日－同年2月8日）及び春季（1999年4月27日－30日）にそれぞれの調査地においてSCUBA潜水により行われた。11月30日から12月8日にかけての調査を「秋季」の調査としたのは，この期間の水温は下降期にあるものの，15-16℃程度であり，水温が10℃前後と年間最低になる1月下旬-2月初旬の調査とは，明確に区別されるべきものと考えられたからである

人工護岸に沿って群落が形成されているSt.1（大野）以外は，アカモクは全ての調査地において，岩礁域もしくはそれに近接する砂泥域の水深0-2mの海底に集積した大小様々な礫上に生育し，ほぼ純群落を形成していた。アカモクの主分布の水深帯より上部の潮間帯にはヒジキが，また下部にはノコギリモク及びクロメが群落を形成していた。これらの調査点における植生の水平・垂直分布については寺脇ら（2001）に詳細に記載されている

アカモクの群落内における分布は，その着生基質である礫の海底上における分布に依存しており，不均一であることが多かった。しかし，St.1及びSt.6を除く調査点においては，コドラート（0.25㎡）を用いたランダム採集により，成熟期における群落内の個体密度は平均30-40個体/㎡と見積もられた。St.1及びSt.6においては，平均密度は1-10個体/㎡と，他の調査点と比較して疎であった。

全長の測定と成熟の調査は，群落の中心部においてランダムに選んだ40-50個体について行った。St.6においては生育密度が低いことと，潮流による作業の危険度を考慮し，20個体についてのみ行った。1mの金属製の定規を用いて全長の計測を行い，個体ごとに生殖器床の有無を確認した。これらの結果から，個体群ごとに平均全長と成熟率を求めた。また群落の発達段階を次の5つのカテゴリーに分類した（Table 3）．すなわち，個体のほとんどが，A：発芽体か茎の伸長が開始されていない初期成長期にある，B：茎が形成さ

Table 3. Classification of the davelcpmental stages in *Sargassum horneri* populations

Classification	Developmental stage in growth and maturation
A	All plants are germlings or young plants.
B	Most plants are in the rapid growing phase.
C	Early stage of maturation. Plants with immature receptacles appear.
D	Peak of maturation. Active egg release is observed.
E	Plants are decaying.

れ，急速な伸長を見せている伸長期にある，C：1部の個体で生殖器床の形成が開始されているが，雌雄性の判断がまだ困難な成熟期初期にある，D：ほとんどの個体が生殖器床を有し，雌性生殖器床からは盛んな放卵が見られる成熟期盛期にある，E：枯死期にある．2－1節における広島湾口部の伊保田（本節におけるSt.5）の個体群で観察されたように，伸長期と成熟期の過渡期には個体群中の1部の個体に未熟の生殖器床を有するものが現れ，成熟の盛期に向けて個体の生殖器床保有率は上昇していく。このような個体群は成熟期の「初期」にあると見なし，本節では成熟の盛期であるD段階とは区別した。その他にも，伸長期に入った個体の蔭で「幼体」の段階に留まった個体が見つかる等，個体群中には様々な発達段階の個体が混在していることがあった。そのような場合は最も進行した発達段階の個体のカテゴリーを個体群の発達段階のカテゴリーとしたが，やはり前節で観察したように大勢としての発達段階は個体間で同調しており，個体群全体の発達段階は明確であった。

上記6つの調査地の他に，補足的調査地として，山口県柳井市沿岸（St.7），及び平郡島南岸（St.8）にも調査地を設けた（Fig. 7, Table 2）。St.7は，屋代島を隔てて広島湾と隣接し，同島と室津半島の間にある柳井湾の奥部に位置し，奥田（1987）によって初めて「秋に成熟する」アカモクが報告された場所である。水深0－2mの砂泥底に集積した礫がアカモクの着生基質になっている。また，St.8のある平郡島は，St.7から南東方向へ20km の伊予灘に位置する。St.8は同島の南東面にあり，St.7と同じように水深0－2mの砂泥底の礫上にアカモクが生育する。St.7においては，秋季から冬季にかけて4回（1998年10月22日，11月20日，12月15日，1999年1月30日）の調査を行った。St.8においては，1998年10月26日及び1999年5月17日に調査を行った。調査手法は広島湾内外における6つの調査地で行った調査と同様であり，ランダムに選んだ20-40個体について全長を記録し，生殖器床の有無を観察した。Table 3による5つのカテゴリーによる個体群の発達段階の分類も行った。

結　果

Fig. 8に，広島湾奥部から湾口・湾外部にかけての6つの調査地のアカモク個体群における秋季，冬季，春季の調査時の生殖器床保有率及び平均全長を示す。またTable 4に，それぞれの個体群の発達段階のカテゴリーを示す。

秋季（11月30日－12月8日）の調査時には，広島湾奥部のSt.1（大野）及びSt.2（厳島）の個体群では，すでにそれぞれ38%及び58%の個体が生殖器床を有していた．大型の個体の生殖器床においては，すでに盛んに卵の放出を行っているものも認められた。平均全長はSt.1で127cm，St.2で248cmであった。St.3（阿多田島）の個体群においては，平均全長は168cmであり，大型個体を中心に生殖器床の形成が開始され，生殖器床保有率は8%であった。しかし，生殖器床は未熟であり，ほとんどが雌雄性の判別が困難であった。湾口部に近いSt.4（柱島）においては，平均全長は116cmであり，生殖器床の形成はまだ始まっていなかった。湾口部及び湾外部にそれぞれ位置する屋代島北岸及び南岸のSt.5(伊保田)及びSt.6(浅石)では，アカモクはさらに小さく，平均全長はSt.5で37cm，

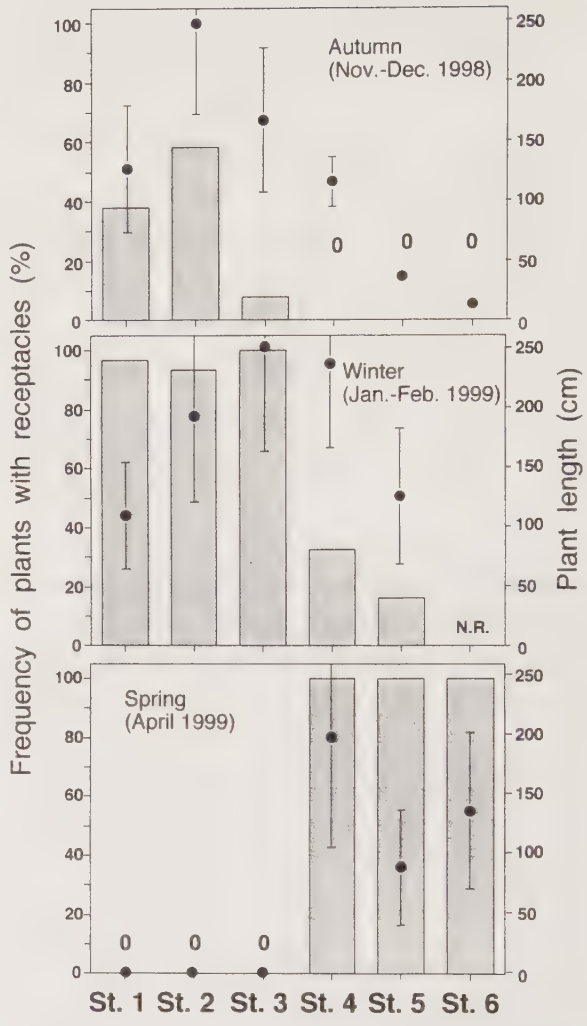


Fig. 8. Seasonal changes in the mean plant length (points with S.D.) and maturation frequency (bars) of the six *S. horneri* populations in Hiroshima Bay. Zero indicate no matured plants in the population and N.R. means no research conducted.

Table 4. Davelopmental stages of *S. horneri* populations based on growth and maturation at the six study sites in and at an exterior area of Hiroshima Bay. Classification of stages as in Table 3

Study sites	Autumn (late Nov.-early Dec.)	Winter (late Jan.-early Feb.)	Spring (late April)
St. 1	D	D-E	A
St. 2	D	D-E	A
St. 3	C	D	A
St. 4	B	C	D-E
St. 5	B	C	D-E
St. 6	B	-	D

St.6で14cmであり，茎の伸長が開始された直後と思われた（Fig. 8, Table 4）。

冬季（1月21日-2月10日）の調査時には，湾奥部のSt.1及びSt.2ではほとんど全ての個体が生殖器床を保有していたが，すでに成熟は終盤もしくは終了しているものと思われた。藻体の枯死がすでに進行しており，浮力を失った藻体が海底に横たわり，大量の付着珪藻等の着生藻類に覆われていた。St.3においては，平均全長が250cmに達し，ほとんど全ての個体が，完熟し肥大した生殖器床を有しており，成熟の盛期にあった。湾口部に近いSt.4では，平均全長が237cmに達し，生殖器床保有率は33%であった。多くの生殖器床は未熟であり，卵の放出は観察されなかった。St.5においては，平均全長126cmで，大型の個体において生殖器床の形成が開始されており，生殖器床保有率は16%であった。冬季におけるSt.6の調査は悪天候のため行われなかった（Fig. 8, Table 4）。

春季（4月27日-30日）の調査時には，St.1，St.2及びSt.3においては，海底に直立した大型個体の姿は無く，全長2cm程度の幼体が礫上に着生しているのが見られた。湾口部に近いSt.4においては，平均全長200cmであり，一部では藻体の枯死・流失が始まっていた。生殖器床保有率は100%に達していたが，雌性生殖器床の多くはすでに放卵を終えており，成熟期は終了あるいは終盤にあるものと思われた。また，湾口部のSt.5においては，すでにほとんどの個体において藻体が衰退し，その上部から流失が始まっており，平均全長は90cmであった。衰退しつつある藻体は海底に横たわり，シオミドロ類や付着珪藻等に覆われていたが，一部の生殖器床で卵の放出は続いていた。St.6においては，平均全長は138cmと小型であったが，ほぼ全ての個体に肥大した生殖器床が形成されており，卵の放出の盛期はこれからと思われた（Fig. 8, Table 4）。

Fig. 9に，補足的調査地のSt.7及びSt.8におけるアカモク個体群の平均全長及び成熟率の季節変化，Table 5に個体群の発達段階のカテゴリーを示す。

St.7のアカモクは1998年10月において，すでに200cmを越える大型の個体が存在したが，個体間の全長のばらつきが大きく，平均全長は91cmであった。生殖器床の形成を開始している個体はまだ見られなかった。11月には平均全長128cmで40%の個体において生殖器床の形成が開始されており，すでに卵の放出を開始している雌性個体も観察された。12月の調査時には平均全長は203cmに達し，生殖器床保有率も82%であり，盛んな卵の放出が観察された。年が明けて，1月の調査時にはほぼ全ての個体が生殖器床を保有していたが，すでに成熟期は終盤もしくは終了しており，藻体は枯死を開始していた。藻体は枝葉が落ち，着生藻類に覆われ，海底に横たわっていた。

一方，St.8におけるアカモクは，1998年10月の調査時においては，まだ平均全長14cmの小型の藻体であった。その後，冬季の間St.8における調査は為されなかったが，翌年5月の調査時には平均全長227cmに達しており，生殖器床保有率は100%であった。多くの雌性生殖器床の外観から成熟期は終盤であると思われたが，依然盛んに卵の放出を行っている個体も観察された。

考　察

本調査により，広島湾及びその近傍海域における年間成長・成熟時期の異なるアカモク個体群の分布の傾向が明らかになった。広島湾奥のSt.1（大野）及びSt.2（厳島），柳井湾奥のSt.7（柳井）の個体群においては，11月に生殖器床の形成を開始し，同月にはす

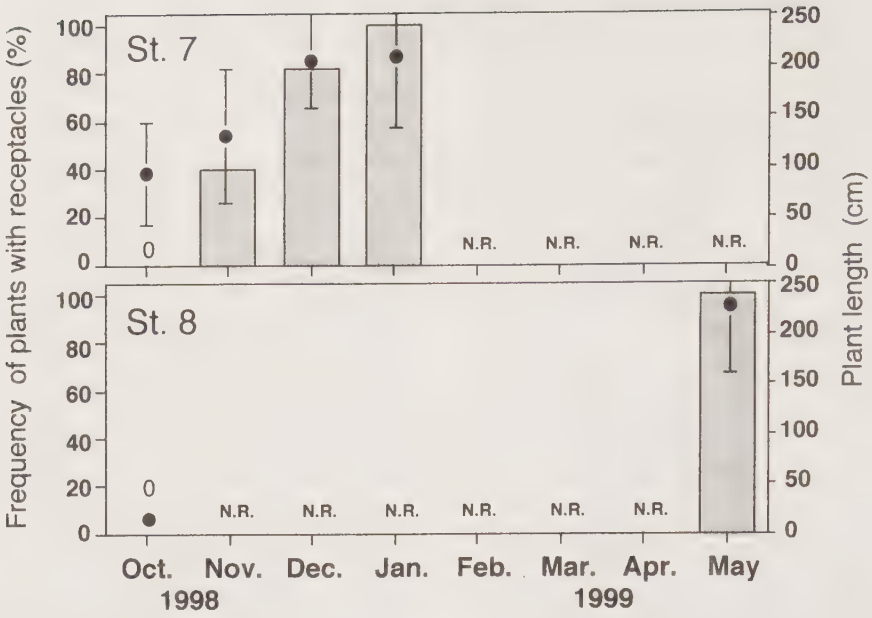


Fig. 9. Seasonal changes in the mean plant length (points with S.D.) and maturation frequency (bars) of the two supplementary study sites. Zero indicate no matured plants in the population and N.R. means no research conducted.

Table 5. Developmental stages of *S. horneri* populations in growth and maturation at two supplementary study sites. Classification of stages as in Table 3

Study sites	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May
St. 7	B	D	D	E	–	–	–	–
St. 8	B	–	–	–	–	–	–	D–E

でに卵の放出が行われていた．一方，湾口・湾外域に行くほど，成長も成熟も季節的に遅れ，広島湾湾口に近い St.4（柱島），湾口域の St.5（伊保田；屋代島北岸），湾外の伊予灘に面する St.6（浅石；屋代島南岸），また同じく伊予灘にある St.8（平郡島）においては，成熟は春季にピークを迎えた。

St.7（柳井）は，奥田（1987）により「秋季に成熟する」アカモクの報告が初めてなされた場所である。奥田の報告によると，同地において9月には200cm を越えた個体が存在し，10月には生殖器床の形成及び卵の放出が見られたとされている。しかし，今回の観察においては，10月に生殖器床の形成はまだ見られておらず，St.1，St.2と同様に，11月に成熟が観察された。年によって成熟の進行に若干の季節的な遅れがあることは奥田の報告にもあり，夏季の高水温が成熟の遅れの原因であったとされている

今回の観察結果より，St.1，St.2及びSt.7の個体群は，生殖器床の形成時期が等しく，成熟期に関しては同じ性質を有していることが示唆されるが，季節的な成長の様子は互いに異なっていることも示された。St.7においては，前述のとおり，奥田によって9月にすでに全長200cm を超える個体が存在したことが報告され，また今回の観察でも10月には200cm を越える個体が存在していた．従って，St.7のアカモクにおいては夏季の間にすでに伸長期に移行し，藻体の急速な伸長が開始されていることがうかがえる。一方，前節において観察したように，St.1における夏季のアカモクの伸長は緩慢で，9月以降に急速な伸長が開始される。このように，同じ成熟時期を有していても，夏季の成長には個体群により違いがあることが明らかとなった。St.2及びSt.7の個体群の，成熟期における藻体の平均全長が200–250cm であるのに対し，St.1の個体群の全長はその半分程度であり，明らかに小さかった。これは St.1の個体群の全長に大きなばらつきがあり，小

型の個体が多かったことによる。前節の，St.5（伊保田）の個体群における２年間の観察結果において，藻体が到達する最大長には大きな年変動があることが示され，その差異は伸長期における藻体の伸長の度合いに影響されることが考えられた。同様の考察を行えば，St.1の個体群の藻体の到達サイズが他の同時期に成熟する個体群と比較しても小さいのは，特に夏季において生育地に存在する何らかの要因が藻体の伸長を抑制しているためである可能性が考えられる。

広島湾奥の個体群は秋－冬季に，湾口・湾外の個体群は春季に成熟することが今回の調査からより明確に示された。しかし，その中間にあるSt.3の個体群においては，秋季の調査時には，生殖器床の形成を開始した個体が現れ，冬季の調査時に成熟の盛期を迎えていた。St.3の個体群は，湾奥部の個体群と湾口・外部の個体群の，中間の季節に成熟期のピークを迎えているように思われる。従って，同海域におけるアカモクは，必ずしもその成熟期により「秋季に成熟するアカモク」と「春季に成熟するアカモク」の２型に明瞭に類型化されるのではないと考えられる。両型の間には中間型があるか，もしくはそれぞれの成熟時期が環境条件により少しずつ変動するため，海域全体を見ると成熟時期による個体群の分類は困難になる可能性がある。山口県内海水産試験場（1974）の報告によれば，山口県の瀬戸内海側沿岸におけるアカモクの成熟期は「大体春季」であるものの，東部では２，３月が中心であり，西部では４，５月が中心であるとされ，生育環境の違いにより個体群間で若干のずれが存在している。ある特定の個体群を見た場合成熟時期は１年のうちの比較的短い時期に限られるが，個体群ごとに少しずつ時期的勾配があるため，海域全体で見るとアカモクの成熟時期は半年以上もの長い期間にわたっている。

個体群間に観察される年間成長・成熟時期の違いは，生育地における何らかの環境要因の違いにより生じているものと考えられるが，本節の観察結果より，その環境要因は，湾奥から湾口にかけて「勾配」を有しているものであることが示唆される。環境庁（現環境省；1988）による一般観測においては，湾奥から湾口にかけて表層水温（夏季），塩分，全窒素濃度等で，明瞭な違いがある。例えば栄養塩濃度に関しては，広島湾の湾奥部には年間200万㎥近い太田川水系による河川水の流入があり，湾奥から湾口にかけて栄養塩の供給量について勾配が形成される。この栄養塩環境の違いが，個体群の成長・成熟に影響している可能性を検討する必要がある。カナダNova Scotiaにおいては，異なる栄養塩環境下に生育するコンブ科の *Laminaria longicruris* の個体群間において，年間の成長パターンの違いが観察されており，無機態窒素の吸収・利用について遺伝的に分化した生態型（ecotype）の存在が報告されている（Gágne *et al.*, 1982；Espinoza and Chapman, 1983）。

２－３節においては，本節で調査した代表的な４つのアカモク個体群の生育地において，水温と栄養塩環境の詳細な把握を行い成長との関係を検討する

２－３　生活史の異なる個体群の生育地における水温，栄養塩環境

前節において，広島湾，柳井湾ともに，湾奥部から湾口部にかけて存在する何らかの環境要因の勾配が，個体群間の年間成長パターン・成熟時期に影響を与えていることが示唆された。このような環境要因において，水温，塩分ならびに栄養塩は湾奥から湾口にかけて勾配が存在し，海藻類の成長に影響を及ぼす可能性のある重要な要因である。特に海水中の無機態窒素等の栄養塩については，海藻類の成長の制限要因になりうることが知られている（Chapman and Craigie, 1977；Hanisak, 1983；Conolly and Drew, 1985）。前節までに，初期成長期から伸長期，成熟期と，アカモクの生活史が進行するにつれ，茎や側枝の伸長，生殖器床の形成などで，藻体の容量は増加していくことがわかった。従って，藻体の重要な構成成分である窒素等の栄養塩の供給時期・量が，アカモクの生活史に影響を与えている可能性は否定できない

本節においては，前節の調査点から，広島湾奥部に近い厳島（前節におけるSt.2），同湾口部の屋代島伊保田（同St.5），柳井湾奥部の柳井（同St.7），同湾外部の平郡（同St.8）の４生育地（Fig. 7）を選び，その水温と栄養塩環境について明らかにする。また海藻において，窒素に関する「栄養状態」は，藻体内の窒素含量に反映されることが知られている（Hanisak, 1983）。従って，生育地の栄養塩濃度が制限要因として作用し，アカモク個体群の年間成長・成熟時期に影響を与えている場合，藻体内の窒素含量に反映されている可能性がある。本節においては，４生育地のアカモク藻体の炭素・窒素含量の測定も行い，栄養塩環境の違いが個体群間の成長・成熟時期の相違の要因である可能性を検証した。

材料と方法

生育地における水温環境の把握については，前述の４生育地，もしくはその近傍域の海中に水温自記記録計（Optic Stowaway Temp. Logger；Onset Computer Corporation）を設置して，15-30分間隔で観測した。

屋代島伊保田（St.5），及び柳井（St.7）においては，群落内（水深1－2m）に設置された藻礁に記録計を直接設置した。また平郡（St.8）の生育地における水温は生育地からおよそ1km離れた漁港内に設置した記録計のデータを用いた。また，厳島（St.2）の生育地における水温として，およそ5km離れた瀬戸内海区水産研究所（広島県佐伯郡大野町丸石）の研究用桟橋に垂下した記録計のデータを用いた。同研究所は前節までにおけるSt.1（大野）の近傍に位置するが，St.1とSt.2の生育地においてはほぼ同様の水温の年間変動を示す（新村ら，2003）ので，本節においては同研究所桟橋における観測データをSt.2の水温として代用した。2002年4月から2003年5月まで，1－2ヶ月に1回の頻度で上記の4生育地において表層水を採取し，GF/Cフィルター（Whatman）でろ過後冷凍保存した。後日栄養塩自動分析装置（TRAACS 2000, BRAN+LUEBBE社製）で，硝酸態窒素（NO_3-N），亜硝酸態窒素（NO_2-N），アンモニア態窒素（NH_4-N），リン酸態リン（PO_4-P）を測定した。

2－3ヶ月に1回，生育地において8-10個体程度のアカモクを採集し，全長・湿重量を測定後，3－4個体について藻体全体もしくは1部を乾燥機に収容し，85℃下で24時間乾燥させた。乾燥させたサンプルについて，YANACO CHN－CORDER MT-5で炭素・窒素含量の分析を行った。藻体が初期成長期にあり，明瞭な茎の分化が見られない場合には，乾燥させた藻体全体を粉末状にして分析した。藻体が茎の分化を開始した後には，葉と茎を切り分けてそれぞれの分析を行い，また藻体の全長が100cmを越えたときには，全長の25%，50%，75%の部位の側枝上の葉と茎について，同様の手順で分析を行った。また成熟期には，生殖器床についての分析も行った。

結　果

4生育地の水温環境

Fig. 10に，St.1，St.5，St.7，St.8における2002年4月から2003年3月までの水温の季節変化を示す。15-30分間隔で観測したデータを各月の上・中・下旬ごとに平均し，プロットした。

広島湾奥部のSt.1においては，特に夏季に他の3生育地と比較して極めて高水温の環境となった。5月以降の水温の上昇は大きく，7月中旬に平均25℃を超えた。8月初旬には28℃を超え，以降9月中旬まで25℃以上の水温が続いた。他の3生育地においては，夏季の水温上昇はより緩やかであり，生育地間の差も少なかった。平均水温が25℃を越えたのは，St.5においては8月中旬～9月中旬，St.8においては8月中旬～9月上旬であった。柳井湾奥部のSt.7においては，特に他の生育地と比較しても夏季の水温は低い傾向があり，平均水温が25℃を超えたのは9月の上～中旬のみであった。St.1においては，夏季の水温が高い分，秋季からの水温の低下も他3地点と比較し急であった。しかし，冬季の水温は4生育地において大きな違いは無く，最低水温はいずれの生育地においても2月から3月初旬に記録され，10℃前後であった。

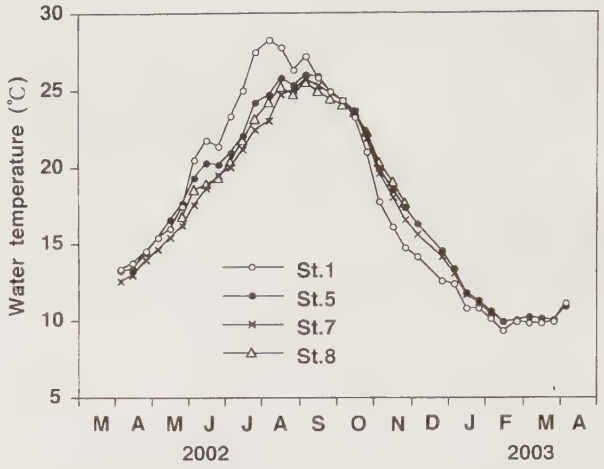


Fig. 10. Seasonal change in water temperature at the four habitats (St. 1, St. 5, St. 7 and St. 8) of *S. horneri* populations.

4生育地の栄養塩環境

4生育地における全無機態窒素（DIN），リン酸態リン濃度（DIP）の季節変化をFig. 11に示す。栄養塩濃度の季節的な推移は，4地点において極めて似通っていた。DIN濃度は，4月～9月の間は1μg atm/L前後を推移し，10月以降は3μg atm/L前後まで上昇した。それ以降は，St.2を除く3地点においては，低下傾向であったが，St.2においては12月に5μg atm/L以上を記録した。12月以降から春季にかけては，どの地点においても2μg atm/L以下の低濃度で推移した。DINの内訳（Fig. 12）としては，硝酸態窒素（NO_3-N）が最も重要であり，亜硝酸態窒素（NO_2-N）とともに，冬季～夏季に低濃度，秋季に高濃度になるという明瞭な季節変動を示した。アンモニア態窒素（NH_4-N）の変動には季節的な傾向は観察されなかった。

リン酸態リン（DIP）濃度は，各地点ともDINと同様の季節変動を示し，冬季～夏季に0.1-0.3μg atm/Lであったが，9月以降上昇した。St.2，St.7ではSt.5，St.8より高い傾向が見られ，それらの地点では0.5-0.6μg atm/Lまで上昇した後，12月から1月

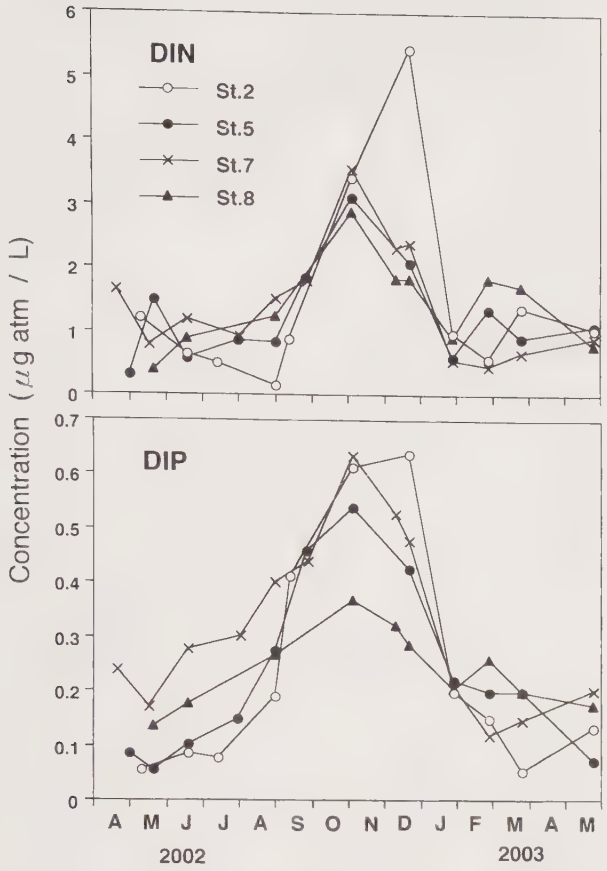


Fig. 11. Seasonal changes in DIN and DIP concentration at the four habitats of *S. horneri* populations.

にかけて低下した（Fig. 11）

4生育地におけるアカモクの成長と藻体内炭素・窒素量の季節変化

4生育地において採集したアカモクの全長の変化をFig. 13に示す。秋季に成熟するSt.2とSt.7のアカモクは，季節的に早く伸長期に入った。特にSt.7のアカモクにおいては，他の生育地よりも早く伸長期に移行し，平均全長は7月下旬に20cm程度であったが，9月には100cm程度まで伸長した。その後，St.7のアカモクは11月に平均全長がおよそ300cmに達し，生殖器床の形成も開始された。2月初旬には藻体はほとんど枯死流失し，海底に残存していた茎が採集されただけであった。St.2においては夏季の間の伸長は抑制されていた。9月の平均全長はSt.2の藻体は10cm前後であった。しかし，9月以降のSt.2における藻体の伸長は急速であり，11月中旬にはおよそ300cmになって生殖器床の形成が開始され，12月には400cmを超え，採集した全個体が成熟していた。2月までにはSt.7と同様，藻体はほとんどが流失していた。St.5における

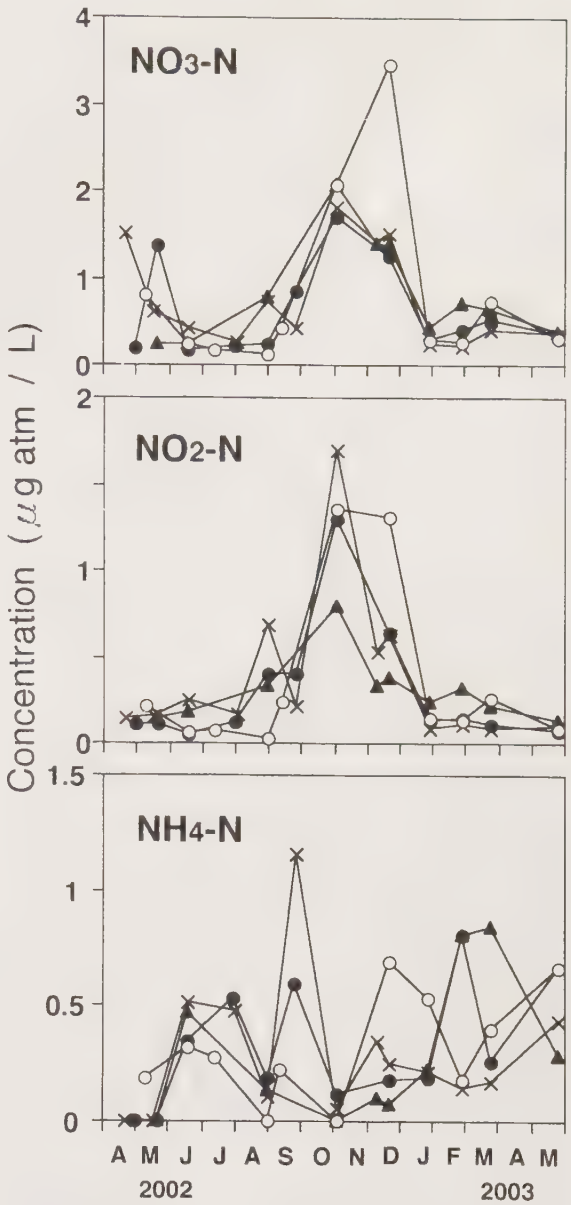


Fig. 12. Seasonal changes in NO_3-N, NO_2-N and NH_3-N concentrations at the four habitats of *S. horneri* populations. St. 2 (○), St. 5 (●), St. 7 (×), St. 8 (▲)

9月の平均全長は10cmと伸長の開始は遅れ，12月下旬で平均の全長は150cm程度であったが伸長は冬季の間も続き，4月中旬には300cmを超え，採集した全個体が成熟していた。St.8においては，2002年12月，2003年5月のサンプリングのみであったが，12月の平均全長はおよそ60cm，5月は230cmでいずれもSt.5より短かったが，5月の採集時には，雌性生殖器床からの放卵はほぼ終了していた。

Fig.14に，4生育地におけるアカモクの葉の炭素・窒素含量及びC/N比の季節変化を示す。藻体が1m

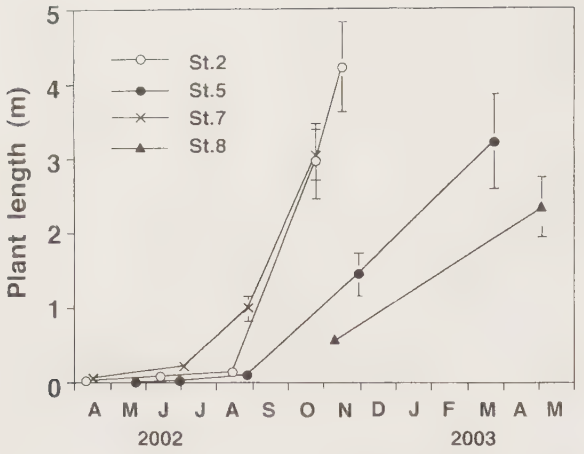


Fig. 13. Seasonal changes in plant length of *S. horneri* samples at the four habitats used in this study. St. 2 (○), St. 5 (●), St. 7 (×), St. 8 (▲)

以上のときは，全長の25%，50%，75%の部位の分析値間に大きな差異は見られなかったので，これらを平均して示した。

生育地における藻体の季節消長の違いにより，分析値の取得期間が生育地間で異なっているが，いずれの値も生育地間で極めて似通った季節的傾向が観察された。すなわち，炭素含量については，5-6月の初期成長期に26-31%であった値が，夏季にかけて上昇し，9月には34-36%と最高値を記録した。その後は，いずれの生育地のアカモクにおいても減少し，St.2，St.7においては11-12月の成熟期までに急速に減少したのに対し，St.5，St.8においては4-5月の成熟期に向けて徐々に減少していく傾向があった。一方，窒素含量については，春季から夏季にかけては，いずれの生育地においても1.0-1.5%前後であったが，秋季以降上昇し，11-12月に2-4%と，年間の最大値を記録した。St.5，St.8の藻体については，その後春季の成熟期にかけて，窒素含量は徐々に低下していった。C/N比の変動も，炭素・窒素含量の変動に呼応して，各生育地間でよく似た季節的傾向を示した。すなわちSt.2を除いては，春季から夏季にはC/N比は30以上の極めて高い値を示し，秋季以降窒素含量の増加に伴って低下し，11-12月には7-15まで減少した。St.5，St.8の藻体については，その後春季の成熟期にかけてC/N比は再び30-40まで上昇した。

炭素，窒素含量及びC/N比の季節的変化の傾向は個体群間で似通っていたが，それぞれの値の大きさには生育地間で違いも認められた。炭素含量については，春季（5月）のSt.2の藻体において26%程度と，同時期のSt.7の藻体（31%）と比較して低い値であった。一方窒素含量においては，St.7の藻体と比較して，

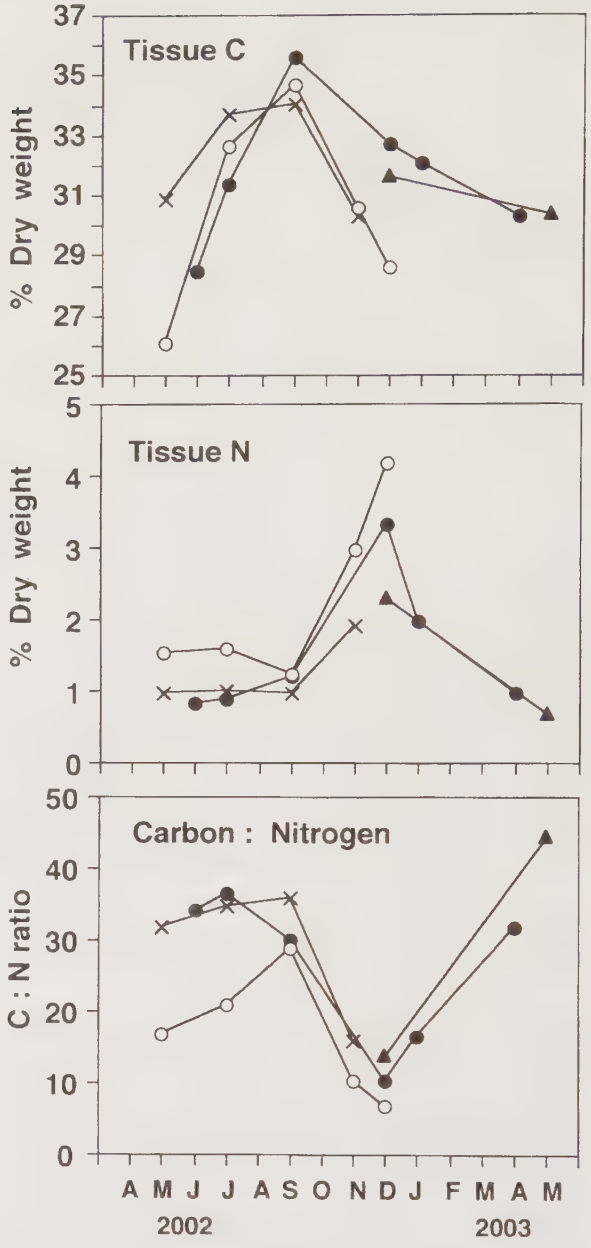


Fig. 14. Carbon, nitrogen content and C : N ratio in leaf tissue of *S. horneri* plants at the four habitats.

St.2の藻体は常に高い傾向があった。特に双方の成熟期である11-12月においては，St.7の藻体が2%未満なのに対し，St.2の藻体においては3-4%と，高い値であった。

葉以外の藻体部位における炭素，窒素含量及びC/N比の季節変化の様子を，Table 6（茎）及びTable 7（生殖器床）に示す。茎においては，いずれの値も，葉におけるそれぞれの値と同様の季節的変化を示した。しかし，茎における炭素含量は葉と比較して同等か若干高めであり，窒素含量は葉における値の半分程度であった。これらの炭素，窒素含量を反映

Table 6. Seasonal change in carbon, nitrogen content (% dry weight) and C : N ratio in the stem of *S. horneri* plants at 4 habitats

	St.2			St.5			St.7			St.8		
	C	N	C/N	C	N	C/N	C	N	C/N	C	N	C/N
Jul.	29.28	1.81	16.37				32.24	0.70	47.05			
Sep.	32.39	0.79	41.44	34.06	0.91	37.80	35.76	0.80	45.95			
Nov.	32.00	1.55	22.44				32.57	1.17	28.11			
Dec.	30.03	1.94	16.13	31.30	1.30	28.96				32.13	1.11	30.66
Jan.				30.77	1.12	28.86						
Apr.				32.11	0.67	49.52						
May										31.82	0.66	50.11

Table 7. Carbon, nitrogen content (% dry weight) and C : N ratio in the receptacles of *S. horneri* plants in this study

	St.2 (Dec.)			St.5 (Apr.)			St.7			St.8 (May)		
	C	N	C/N	C	N	C/N	C	N	C/N	C	N	C/N
Female	30.18	3.30	9.14	33.23	1.50	22.15	–	–	–	33.10	0.99	33.61
Male	29.50	3.96	7.46	33.90	1.28	26.59	–	–	–	33.33	1.24	27.06

して，茎におけるC/N比は，葉のC/N比よりも高く推移した。生殖器床については，それぞれの成熟期にのみ分析が可能であったが，St.2の藻体（12月）における生殖器床の窒素含量は雌性，雄性のものとも高く3.3-4.0％であるのと比較し，St.5（4月），St.8（5月）の生殖器床の窒素含量は1.0％前後と低かった。窒素含量の違いはC/N比の違いに反映され，St.2の藻体の生殖器床のC/N比は10以下であるのに対し，St.5，St.8の生殖器床は22-34と極めて高い値を示した。

考　察

今回調査した4つの生育地間では，特に夏季の水温環境について差異が認められた。広島湾奥部のSt.1においては夏季には時に28℃を超える極めて高い平均水温が記録され，他の3地点よりはるかに高水温の環境であった。広島湾奥部においては夏季に水温成層が形成され（新村ら，2003），湾奥部の表層水温は湾口部より3-4℃高い傾向がある（環境庁，1988）。特に2002年は成層の発達が顕著であり，表層水温は例年と比較しても1-2℃程度高かった。一方，柳井湾においては，湾奥部に位置するSt.7で広島湾奥部のような夏季の水温の顕著な上昇は観察されず，湾奥（St.7），湾外（St.8）の生育地の間に大きな水温環境の違いは見られなかった。

広島湾と柳井湾奥部における夏季の水温環境の違いは，おそらく地形による海況の違いに由来するものと考えられる。特にSt.7の近傍では，屋代島（山口県大島郡）と本土側（山口県大畠町）との間に，大畠瀬戸と呼ばれる幅1kmの水道部があり，極めて激しい潮汐流が形成される。このような特徴的な地形により，底層との海水の交換・混合がひんぱんに起こり，周辺の海域においては夏季の水温上昇が抑えられるものと推測される。一方，広島湾奥部はより閉鎖的であり，水温の成層構造が形成されやすいものと考えられる。

St.7のアカモクにおいては夏季の間に伸長期への移行が観察され，9月の時点で平均全長は100cmと，他の生育地を大きく上回っていた。一方，St.2のアカモクにおいては，夏季の成長は抑えられ，9月以降に急速な伸長が開始された。夏季の成長の様子は異なっていたが，St.2とSt.7のアカモクは前節の結果と同様，11-12月の同時期に生殖器床を形成した。同時期に成熟する両生育地のアカモクの夏季の成長の違いの理由について，2つの可能性が考えられる。まず1つは，それぞれが示す成長パターンがその個体群固有の特性である可能性である。もう1つは，両者は成長パターンについても同じ性質を有しているが，St.2においては何らかの要因により夏季の成長が抑えられている可能性である。

広島湾においては，アカモクは比較的浅所（D.L. 0-2m）に群落を形成しており（寺脇ら，2001），その生

育水深は，夏季に水温成層が形成された場合，成層の上層部に位置する．従って，St.1，St.2等，広島湾奥部の生育地においては，アカモクは夏季に27-28℃の高水温にさらされる。第3章において検証する予定であるが，アカモクの成長にとって高水温環境は不適であり，広島湾奥部の生育地では夏季の伸長が抑制されている可能性がある。

St.2においては，9月以降アカモク藻体は急速に伸長し，St.7と同様に11月に生殖器床の形成を開始した。従って，夏季における藻体伸長の遅れは，必ずしも成熟の時期には影響しなかったものと考えられる。また，St.5及びSt.8のアカモクの成長も前節の結果と同様の傾向を示し，秋季に急速な伸長が始まり，冬季の間も成長は続き，春季に成熟した。夏季を除いては，それぞれの生育地間において大きな水温の違いは観察されなかったことから，アカモク個体群間の成長パターン・成熟時期の違いが，水温環境の違いにより生じているものではないということは明らかである。

一方，栄養塩濃度については，無機態窒素・リンとも，春季から夏季に少なく秋季に大きく増加し，その季節変化の傾向は各生育地において共通していた。また必ずしも，広島湾及び柳井湾の湾奥と湾口・外の生育地間で，明瞭な栄養塩濃度の勾配は見られなかった。特に無機態窒素濃度については，12月のSt.2における結果を除いて，生育地間において大きな差異は認められなかった。

アカモク藻体内の炭素・窒素含量の季節変動の様子は，4個体群の間で成長・成熟時期の違いが観察されたのにもかかわらず，似通っていた。いずれの生育地のアカモクにおいても炭素含量は夏季に急速に上昇し，9月に最高値を記録した後，減少した。藻体内の炭素含量は，光合成量にも影響を受けると考えられ，秋季以降の炭素含量の低下は日射量の低下による光合成量の減少と関係していると思われる。また，同様に春季－夏季のSt.2の藻体の炭素含量はSt.7のものより低いことから，同時期のSt.2においてはSt.7と比較して十分な光合成を達成できず，夏季以降の伸長開始が遅れている可能性がある。

窒素含量については，やはりいずれの生育地のアカモクにおいても春季から夏季の低含量から秋季以降に増加に転じ，11-12月に最高値になった。その後，St.5，St.8のアカモクについては春季にかけて窒素含量は減少していったが，これらの季節変動は海水中のDIN量の季節変動と一致していた。C/N比も，特に窒素含量の季節変化に応じて，大きな季節変動を示した。葉におけるC/N比は生育地による違いも含めて，7-40まで極めて大きく変動した。

大型褐藻類の藻体組織内の炭素・窒素含量には，明瞭な季節変化があることがいくつかの種類の生態学的調査によって明らかになっている（Rosell and Srivastava, 1985；Flores-moya *et al.*, 1995；Henley and Dunton, 1995）。コンブ類においては，藻体内の炭素・窒素含量と季節的成長との関係について，詳細に調べられている（Chapman and Craigie, 1977, 1978）。コンブ類では，炭素含量は日射量が大きく光合成が活発に行われる夏季に最も高く，特に葉状部にマンニトールやラミナラン等の炭素同化物として多量に貯蔵されている（Chapman and Craigie, 1978；Rosell and Srivastava, 1985）。一方，窒素については，多くの海藻類の成長の制限要因となりうることが報告されているが，コンブ類では，海水中の硝酸態窒素をその濃度が高い時期に多量に藻体内に貯蔵し，低濃度の時期に利用して成長を維持することが知られている（Chapman and Craigie, 1977；Conolly and Drew, 1985）。海藻類の藻体における窒素含量は，窒素に関する「栄養状態」のよい指標であるとされ，緑藻ミルにおいては，窒素含量1.9%以下の藻体の成長は窒素制限下にあるという（Hanisak, 1979, 1983）。また，同様にオゴノリの仲間である *Gracilaria tikvahiae* においては，窒素含量2%が，成長が窒素制限となる境界点とされている（Hanisak, 1983）。

今回の調査において，アカモク藻体中の窒素含量の季節変化は，海水中における無機態窒素濃度の季節変化と極めてよく同調していた。従って，藻体中の窒素含量は海水中の無機態窒素濃度に影響を受けているものと考えられる。今回の調査においては，秋季－冬季の1時期を除いて栄養塩濃度は比較的低く，アカモク藻体の窒素含量にも反映していた。既往の知見における大型褐藻類の窒素含量の年間変動は，*Nereocystis luetkeana* で0.93-2.91%，*Macrocystis integrifolia* で0.83-2.96%（Rosell and Srivastava, 1985），*Phyllariopsis purpurascens* で0.9-1.8%（Flores-moya *et al.*, 1995）であり，窒素量の大きな変動に伴ってC/N比も大きく変動する。今回の調査におけるアカモクの葉における窒素含量及びC/N比の変動は，これら他の大型褐藻類の既報値の範囲内にある。C/N比が10-15以上の海藻類の成長は窒素制限であるという報告（Hanisak, 1983）もなされているが，本調査の結果からは「低窒素」状態の時期のアカモクの成長が，窒素制限状態にあるかどうかは明らかではない。

しかし，栄養塩濃度は4つの生育地でほぼ同様に推移し，藻体内の窒素含量の変動についても生育地間でそれほど大きな差異は見られなかったにも関わらず，4つの生育地においてアカモクの年間の成長パターン

と成熟時期は明らかに異なった。このことから，アカモク個体群間の生活史の違いが，それぞれの生育地における栄養塩の供給状況の違いに由来するものではないことは明らかである。また，個々の個体群の生活史のステージが伸長期や成熟期へ移行するにあたり，栄養塩が制限要因となっているとは，今回の結果からは考えられない。

例えば，他の個体群よりいち早く夏季に伸長期への移行が観察されたSt.7のアカモクにおいては，その生育地の海水中の無機態窒素濃度も藻体中の窒素含量も必ずしも高かったわけではない。またSt.7のアカモクが11月に成熟を開始したとき，その葉における窒素含量は，同時期に成熟を開始したSt.2のアカモクの窒素含量と比較して，明らかに低かった。さらに，12月のSt.2のアカモクの生殖器床は，春季のSt.5, St.8のアカモクの生殖器床と比較して，雌性，雄性のものとも極めて高い窒素含量を有していた。これは，葉等他の藻体部位と同様，その時期の海水中の栄養塩量を反映したものと考えられるが，窒素含量の少ない春季の生殖器床が卵・精子の形成・放出を正常に行っていないとは考えられない。むしろ，秋季と春季の生殖器床の窒素含量の違いが，どのような成分の違いによるものなのか，それが機能的にどのような意味を有しているのか興味がもたれる。

本研究の結果から，初期成長期から伸長期，成熟期へと至る生活史の進行において，それぞれの個体群は栄養塩濃度の変化により，直接的に影響を受けている可能性は低いことが明らかとなった。しかし，この結論は，必ずしも本海域のアカモクが，生活史のある時期に窒素制限下にある可能性を否定するものではない。生活史上のステージの進行と，藻体が果たすことのできる「成長の絶対量」とは区別しなければならない。富栄養化が進行したとされている瀬戸内海・広島湾において，天然の海藻類の成長が栄養塩制限を受けているかどうかは極めて興味深い。また，近年，窒素だけでなく，リンについても海藻類の成長の制限要因となっている例が報告されてきている（Flores-moya *et al.*, 1995）。今回はリンについての検討は行わなかったが，今後の重要な課題であると思われる。

2－4　同一場所に移植したアカモク4個体群の種苗の成長と成熟

前節において，アカモク個体群間における年間成長パターンと成熟時期の違いが，それぞれの生育地の水温・栄養塩環境の違いによるものではないことが明らかとなった。

広島湾とその近傍海域におけるアカモク個体群間の生活史の違いの理由について，次に2つの可能性が考えられる。1つは，水温・栄養塩以外の何らかの要因が生育地間で異なり，それぞれの個体群の年間成長パターンと成熟時期に直接的に影響を与えている可能性である。また，もう1つは，それぞれの年間成長パターンと成熟時期は，それぞれの個体群の生活史特性として「プログラム」的に固定されている可能性である。

これらの仮説を検証する手法として，年間の成長パターン及び成熟時期の異なるアカモク個体群から幼胚を種苗として採取し，それらを同一箇所に移植してその成長・成熟を観察することが考えられる。移植した種苗が，それぞれの本来の生育地におけるものと同じ成長パターンと成熟時期を示し，個体群間で明瞭に差異が観察された場合，それぞれの生育地における生活史は，その個体群固有の特性として「固定」されている可能性が高くなる。

本研究では，成熟時期の異なる広島湾及び柳井湾の湾奥部のSt.1（大野）とSt.7（柳井），また湾口・外部のSt.5（屋代島伊保田）とSt.8（平郡島）の4つの個体群（Fig. 7）から，その成熟時期にアカモク母藻を採集し，幼胚を得て人工基質に着生させ，St.1の海域（広島県佐伯郡大野町丸石）にて育成して，その成長・成熟を比較した。

材料と方法

St.1及びSt.7からは，1999年12月に生殖器床を有した雌雄数個体を採集し，瀬戸内海区水産研究所（広島県佐伯郡大野町丸石）に持ち帰り，別々の屋外水槽（2t）中で培養した。また，St.5及びSt.8においては，それぞれ同年4月及び5月に採集を行い，屋外水槽中にて培養した。数日後，雌性生殖器床から卵が放出された後，受精後の卵割を確認し，枝ごと切り取って，海水かけ流し式のコンテナ中に設置した人工基質（レンガ，20×10×3cm）上にネットで固定した。そのまま幼胚の基質上への自然落下を待った。落下直後の幼胚のサイズをTable 8に示す。St.1及びSt.7の母藻から採取した幼胚の平均サイズはそれぞれ長径264μm，短径207μm，及び長径237μm，短径204μmであった。またSt.5及びSt.8の母藻から採取した幼胚のサイズはそれぞれ長径359μm，短径293μm，及び長径288μm，短径221μmであった。基質上に着生した幼胚の密度は不均一であったが，おおよそ30-100個体/cm²であった。

基質は，そのまま海水（5L/分）をかけ流した屋外のコンテナ中に静置し，幼胚の固着を待った。幼胚に直射日光が当たらないように50%遮光の寒冷紗を2

重にしてコンテナにかけ，遮光を行った。幼胚が発芽した後，現場海域に出すまでの間，基質についた種苗を10 t の円形パンライト水槽（深さ1.2m，流水量40L・分）中で中間育成した。発芽体が1 cm 程度になった後，基質ごと現場海域へ移植した。基質には，その裏側にあらかじめマジックテープを水中用接着剤で接着させた。基質のテープと対になるテープを貼った建材ブロック（40×20×10cm）を St.1（広島県佐伯郡大野町丸石）の水深1 m の砂泥質の海底上に設置し，テープ同士の接着力により基質をブロックに貼り付けた（Fig. 15）。St.1及び St.7の種苗の基質は1999年4月6日に，St.5及び St.8の種苗の基質は同年7月28日に現場海域に移植した。移植した基質はそれぞれ4基ずつであった。移植後，浮泥の沈積が基質やその上のアカモク発芽体の上に観察されたので，1週間に1度これを取り払う作業を行った。アカモクが伸長を開始してからは，浮泥の沈積は見られなくなったので，同作業を取りやめた。SCUBA 潜水により，1つの個体群の種苗につき，大型の個体6-10個体の全長を定期的に測定し，生殖器床の有無も確認した。全長が大きくなる成熟期の頃には，近接した個体同士がからみあい，測定が困難になったので，測定個体数を6個体に減らさざるを得なかった。種苗を育成した場所の水温は，種苗を移植した建材ブロックに水温自記記録計（Optic Stowaway Temp. Logger；Onset Computer Corporation）を固定し，10分おきに観測した。

結　果

本研究において種苗を育成した場所の水温の季節変化を Fig. 16に，また人工基質に移植した4つのアカモク個体群の種苗の成長・成熟の様子を Fig. 17に示す。なお，この稿では今後それぞれの種苗を，母藻を採集したそれぞれの採集地点の番号により，それぞれ St.1種苗（大野），St.5種苗（伊保田），St.7種苗（柳井），St.8種苗（平郡）と呼称する。

実験を行った場所の水温は，7月中旬から9月下旬まで平均水温が25℃を超え，8月には27℃前後まで上

Table 8. Start day of embryo collection of 4 *S. horneri* seedlings and embryo size when detached from mother plants

Sampling site of mother plants (abbreviation of the seedlings)	Date of embryo collection	Average embryo size (n=30) with S.D. Length(μm), Width(μm)
St. 1 (S.p.1)	Jan. 10 1999	264± 30, 207 ±23
St. 7 (S.p.7)	Jan. 11 1999	237± 24, 204± 26
St. 5 (S.p.5)	Apr. 10 1999	359± 18, 293± 20
St. 8 (S.p.8)	May 31 1999	288± 25, 221± 21

Fig. 15. *S. horneri* seedlings planted on the experimental substratum.

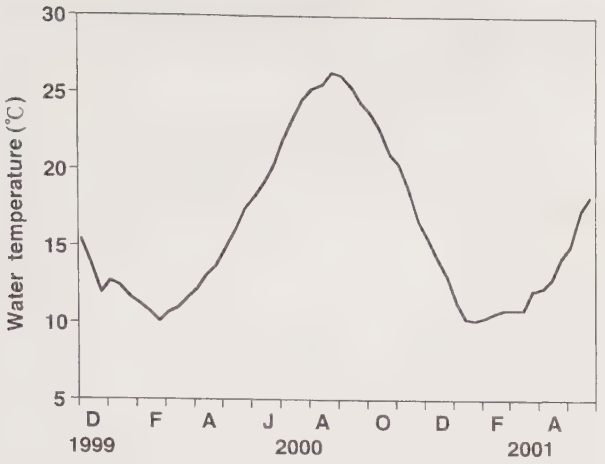


Fig. 16. Water temperature at the 1 m depth of St. 1 where the cultivation study of *S. horneri* seedlings was undertaken.

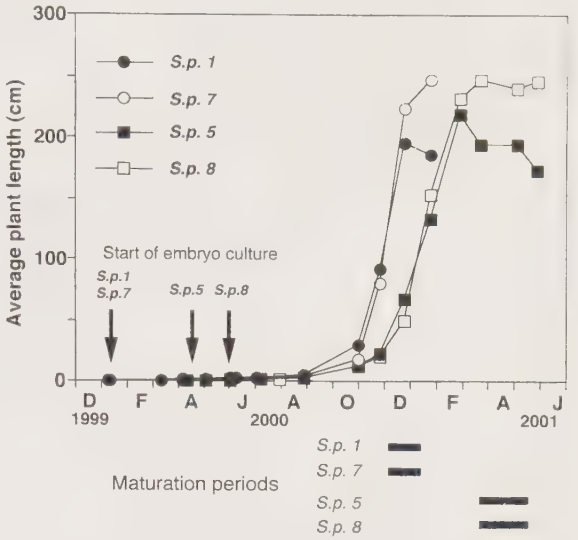


Fig. 17. Growth and maturation period of *S. horneri* seedlings planted on the artificial substrata cultivated at the 1 m depth of St. 1. *S. p.* 1 indicates seedlings from the population at St. 1.

昇し，前節の結果同様，夏季に極めて高水温となった(Fig.16)。

1999年1月に採苗したSt.1種苗，St.7種苗は直ちに発芽したが，冬季の間の成長は極めてゆっくりであった（Fig. 17)。3月初旬にようやく3-5 mm程度，4月初旬に現場海域に出す直前のサイズで1 cm程度であり，ほぼ発芽体のままであった。海域に移植した後，発芽体は同海域に春季増殖するシオミドロ類に覆われた。また発芽体の上に浮泥の沈積も認められ，移植して2週間後には移植直前のサイズより減少した　これ以降，1週間に1回の頻度で，種苗上の着生藻類や，沈積浮泥を除去する作業を行った。それでも種苗の成長は緩慢であり，5月下旬に全長2 cm程度，6月下旬に3 cm程度であった。St.1種苗とSt.7種苗との全長の間に大きな差は無かった。緩慢な成長は夏季の間続き，8月下旬の両種苗の平均全長はSt.1種苗が5.0cm，St.7種苗が4.2cmであった。

一方，4月に採苗したSt.5種苗，5月に採苗したSt.8種苗は，屋外水槽中で育成を続けていた7月上旬にはそれぞれ平均1 cm前後の発芽体になっていた。7月に上記と同じ海域に移植後，同様に藻体上に浮泥が沈積し，成長は緩慢であった。8月中旬のSt.5種苗，St.8種苗の平均全長は，ともに2.5-2.7cm程度であった（Fig. 17)。

秋になり，ようやく基質上の種苗は急速な伸長を開始した。10月の測定時には平均全長が，St.1種苗が30cm，St.7種苗が18cmになり，1ヶ月後の11月中旬にはそれぞれ91cm，80cmになった。12月中旬にはSt.1種苗が196cm，St.7種苗が224cmであり，大型個体を中心に生殖器床の形成が始まった　成熟は同時期から翌年1月中旬にかけて急速に進行し，1月中旬には雌性生殖器床はほぼ卵の放出を終了していた　成熟が終盤に近づくとともに藻体は急速に衰退しはじめ，2月にはさらに近接した個体とからみあい，測定が困難になった。成熟を終了した個体は流失し，3月にはほぼ茎のみが残骸として残っていた。

St.5種苗，St.8種苗はほぼ同じような全長の増加を見せ，10月中旬に全長11cm，11月下旬に20-22cm程度であった。その後両種苗とも急速に成長し，1月中旬にそれぞれ133cm，153cmとなり，2月にはそれぞれ220cm，230cmになったが，その後やはり近接した個体同士で絡み合い，全長の測定が困難になった。2月中に，St.5種苗において生殖器床の形成が開始されたが，成熟の進行は緩慢であり，3月中旬にはまだ雌性生殖器床からの卵の放出は観察されなかった。St.5種苗，St.8種苗においては，その後4月にかけて盛んな放卵が観察され，5月中旬には藻体は枯死した。

考　察

移植した各個体群の種苗間においては，Fig. 17に明らかなように，湾奥部の個体群からのSt.1種苗とSt.7種苗，また湾口・外部の個体群からのSt.5種苗とSt.8種苗のそれぞれの間で，藻体が急速な伸長を開始する時期と生殖器床を形成する時期がほぼ共通し，前者は12月に成熟し，後者は4月に成熟した　藻体が伸長を開始する時期については，それぞれ天然の個体群の伸長の開始時期より遅れ気味であり，特に夏季にすでに伸長期に移行することが前節で明らかになってい

るSt.7の個体群の種苗においては大幅に遅れ，急速な伸長はSt.1種苗と同様に秋季から始まった。生殖器床の形成についても，本来の生育地における成熟の開始よりも1ヶ月程度の遅れが観察された。このように，湾奥部に生育する個体群の種苗については成熟の開始に若干の遅れが観察されたが，湾奥部と湾口・外部の個体群のそれぞれの種苗の成熟時期は明らかに異なっており，総じてそれぞれの由来する個体群の成熟時期とほぼ等しい，と考えられた。

移植した種苗の伸長期への移行が遅れた原因として，実験を行ったSt.1近傍海域の環境の特殊性が考えられる。本実験海域においては，前節同様，夏季に極めて水温が上昇することが改めて確認された。また夏季の高水温に加え，春季にはシオミドロ類等により，また春季から夏季を通じて浮泥の沈積により，基質上の種苗が被覆を受けるのが観察された。着生藻類や沈積浮泥に覆われることにより，種苗の受光量が減少し，成長に負の作用を与えることが考えられる。また，特に浮泥の沈積については，海水交換の不足による二次代謝産物による「自家中毒」や，硫化水素の生成が発芽体の生残に影響を及ぼすとされている（Chapman and Fletcher, 2002）。St.1は浮泥等海水中の懸濁物が多く，また波浪が比較的穏やかなため藻体上にそれらの懸濁物が沈積しやすい環境であり，前述の高水温環境とあいまってアカモクの夏季の成長を抑制し，伸長期へ移行する時期が遅れたものと推測される。

本研究により，生育環境条件によっては，伸長期への移行時期が本来の時期から遅れることがあることが明らかとなった。特にSt.7種苗においては，このような伸長期への移行の遅れが成熟の開始の遅れにつながったものと思われるが，伸長期の遅れと比較して，成熟期の遅れはそれほど大きくは無かった。従って，各種苗の成熟時期はそれぞれの生育地における本来の成熟時期とほぼ等しかったと考えられ，広島湾と柳井湾の湾奥と湾口・外域のアカモク個体群間で観察される成熟時期の違いは，それぞれの生活史特性として固有のものであり，個体群間の遺伝的な分化によるものである可能性が示唆された。Fig. 17のグラフの形状から，湾奥部に成育するSt.1とSt.7の個体群，また湾口・外部に生育するSt.5とSt.8の個体群においては，少なくとも年間の成長パターン及び成熟時期に関しては，同じ生活史特性を共有しているものと考えられる。

第3章　培養下における生活史と環境要因との関係及びその個体群間比較

前章において，広島湾の湾奥域と湾口域に生育するアカモクの個体群の間には，年間の成長パターンと成熟時期に違いがあることを観察した。それぞれの個体群の生活史には，初期成長期，伸長期，成熟期，枯死期の発達ステージがあり，湾奥域に生育する個体群は，夏季に伸長期に入り秋季から冬季に成熟し，また湾口・湾外域に生育する個体群は，秋季に伸長期に入り春季に成熟の盛期を迎えることが明らかとなった。そして移植実験等により，それぞれの個体群の生活史の違いは，ある程度遺伝的に固定した特性である可能性が示唆された。

本研究における「生活史の違い」とは，初期成長期から伸長期，そして成熟期へという各ステージ間の移行の季節的なタイミングが，個体群間で異なることを意味する。多くの海藻類の直立体の形成・伸長等に代表される成長や，生殖器官の形成は，季節的に変動する日長や温度等の環境要因が1種の「引き金」として作用し，制御されているという（中原, 1982；Dring, 1988；Henry, 1988；Lüning and tom Dieck, 1989）。ホンダワラ類や他のヒバマタ目の仲間についても，その成長・成熟がある季節に起こることに興味が持たれ，生活史の進行に関わる環境要因について様々な例が知られてきている（e.g., Bird and McLachlan, 1976；Hales and Fletcher, 1990；Uchida *et al.*, 1991；Uchida, 1993）。従って，本研究における生活史の異なるアカモク個体群間においても，それぞれの生活史のステージにおいてこれらの「引き金」的環境要因への反応性が異なっている可能性について検証する必要がある。

本章においては，温度・光量・日長をコントロールした培養庫及び屋外施設での培養により，生活史の異なるアカモクの個体群の各ステージにおけるこれら環境諸要因の影響を明らかにし，個体群間で差違が存在するかどうか検証を行う。3-1節では，初期成長期について，秋季に成熟する広島湾奥と，春季に成熟する湾口のアカモク個体群について初期葉と仮根の発達に及ぼす温度と光量の影響を明らかにし，さらにホンダワラ類の他の種類との比較も行う。3-2節では，初期成長期から伸長期への移行において顕著に観察される茎の伸長について，秋季成熟と春季成熟の個体群間で日長及び温度との関係を明らかにし，比較する。3-3節では，成熟期の開始，すなわち生殖器床の形成について，同様に日長及び温度との関係を明らかにし，個体群間での比較を行う。さらに3-4節では，

両個体群の幼胚を冷蔵庫内で保存した冷蔵種苗，そして培養庫内で早期育成した促成種苗を屋外水槽にて育成し，その成長・成熟と環境要因との関係，及び個体群間における違いについて検討する。

なお，本章各節において測定される，生活史の各ステージのアカモクの藻体部位については，Fig. 18に模式図を示した。

3－1　初期成長に及ぼす温度・光量の影響及びホンダワラ類他種との比較

前章において，生活史の異なる個体群の間で，その冬季の過ごし方に大きな違いがあることが明らかとなった。すなわち秋季に成熟する個体群は，年間で最も水温が低く，日長時間が短く日射量も少ない冬期に初期成長期を過ごすのに対し，春季に成熟する個体群にとって冬季は伸長期から成熟期への移行期であり，水温が上昇し，日長・日射量とも増加する春季から夏季に初期成長期を過ごす。特に秋季に成熟する個体群は，春季に成熟する個体群と比較して長い初期成長期を有していた。

初期成長期は最も環境要因に敏感であり，群落の成立において重要な時期であると考えられている（De Wreede, 1978）。すなわち初期成長期には，同種個体や他の小型藻類との着生基質，光・栄養塩等の資源をめぐる競合や（中原，1983a, 1984b；Creed *et al.*, 1997），植食動物による採食（吉田，1977；新村，1983；中原，1984a；新井，新井，1984），沈降浮泥や砂泥の被覆等の影響（山口県内海水試，1974；吉田，西川，1974；Chapman and Fletcher, 2002）を受けやすいことが考えられるが，この時期を乗り越えて生残し，成長を果たすことが群落の成立には欠かせないことである。

このような理由から，ホンダワラ類においては様々な種類の初期成長期を対象に，光量（Hales and Fletcher, 1989；新井，三浦，1991；難波，奥田，1993；村瀬，2001），温度（De Wreede, 1978；小河，1986；Hales and Fletcher, 1989；小河ら，1995；村瀬，2001），塩分（De Wreede, 1978；小河，1986；Hales and Fletcher, 1989；新井，三浦，1991；小河ら，1995），栄養塩濃度を含む水質（De Wreede, 1978；小河，1985）等，様々な環境要因との関係について調べられてきた。ホンダワラ類の初期成長の特徴としては，発芽した幼胚は，やがて初期葉（あるいは茎葉）と呼ばれる扁平な葉状の構造を連続的に形成するとともに（吉田，1984a；寺脇，1985），一方で第1次仮根及び第2次仮根を伸長させ，付着器原基のようなものを形成し，基質への固着力を強化していく（猪野，1947）（Fig. 18）。これまでの研究においては，成長の指標として葉状部の全長及び仮根の最大長等「長さ」が用いられることが多かった。しかし，初期成長期における葉状部・仮根部の発達は水平的であり，葉状部は光合成に必要な光の捕捉に，また仮根部は体を基質に固着させて流失を防ぎ，藻体を支持して生育場所を確保する等，生残・成長のための大きな役割を担って

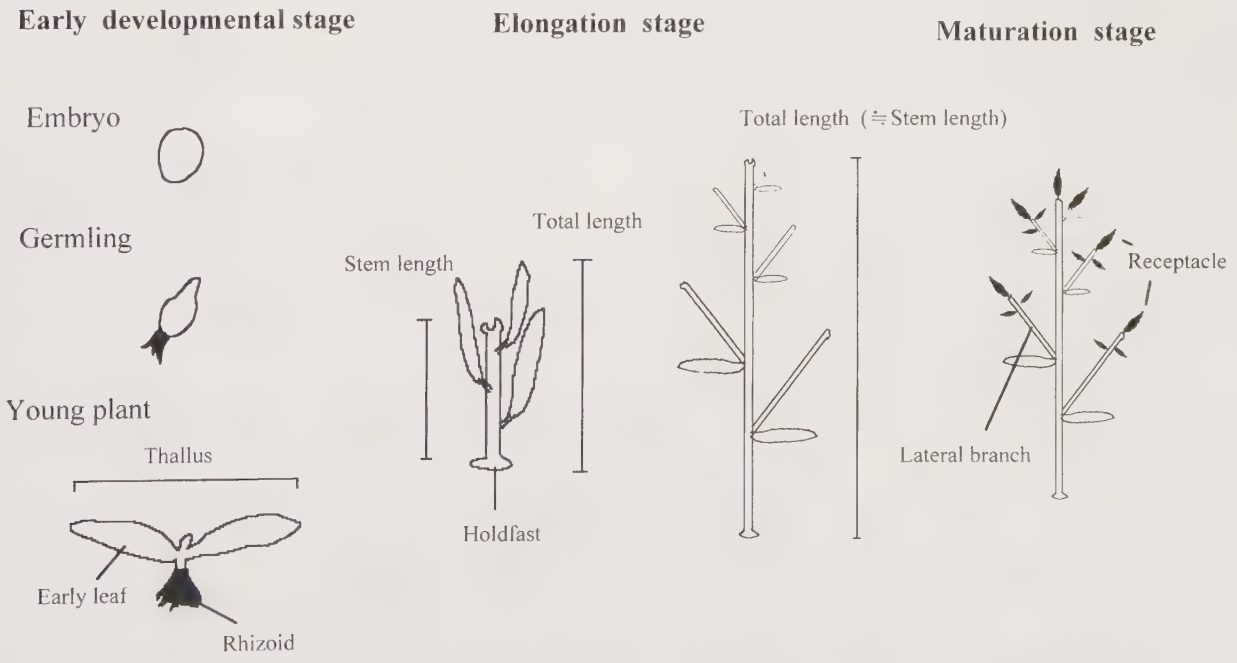


Fig. 18.　Developmental stages in the life history of *Sargassum horneri*, name of each part of plant body and indices of measurements used in this study.

いる。従って，その生態学的機能においては，両者の発達を「面」としてとらえることが必要と考えられる。

本節においては，生活史の異なるアカモク個体群の幼胚を様々な温度，光量下で培養し，その葉状部，仮根部の発達を面積として測定し，個体群間の初期成長特性を比較した。またアカモクの種としての特性をより明らかにするために，広島湾内に分布するシダモク *S. filicinum*，タマハハキモク *S. muticum*，ヤツマタモク *S. patens*，ノコギリモク *S. macrocarpum* についても同様の実験を行い，アカモクとの比較に供した。

材料と方法

本実験に用いた幼胚は，成熟期に生育地（Fig. 7）から採集してきた母藻から単離した　アカモクについては，前章と同様の広島湾奥部の St.1（大野），及び湾口部の St.5（屋代島伊保田）において，それぞれ1996年12月及び4月に，生殖器床を保有している雌雄数個体を採集し，瀬戸内海区水産研究所の海水掛け流し式の屋外水槽（2 t）中にて培養した。また，シダモク，タマハハキモク，ヤツマタモク，ノコギリモクについては，St.1あるいはその近傍域の生育地から1996年5月もしくは6月に採集した。Table 9に本実験に用いたホンダワラ類の幼胚の分離日，その長径及び短径，また幼胚分離日の水温を記載した。水温は母藻を培養していた屋外水槽中の水温であるが，この海水は瀬戸内海区水産研究所の取水設備により，自然海水を汲み上げたものであり，温度もほぼ現場と等しい。

いずれの種類においても，屋外水槽中にて放卵及び受精を待ち，受精卵の卵割を確認後，多数の生殖器床を摘み取り，ピンセットで着生藻類や付着物等を取り除きながら，滅菌海水にて洗浄した。その後シャーレに適当量の生殖器床（アカモク，シダモクにて10個程度，他のホンダワラ類においては20-30個程度）を収容し，20-30mL の滅菌海水中にて，1日に数回海水を交換しながら，振とう機で50rpm で振とうした。1-2日後に，生殖器床から落下した幼胚がシャーレ中央に集まったので，これを実験に用いた。このような方法で分離した幼胚を用いた結果，いくつかの実験区を除いて，実験中の珪藻等の雑藻や原生動物等の混入は見られなかった。

分離した幼胚は25mL の PESI 添加海水培地（Tatewaki, 1966）を入れた透明シャーレ（直径90mm，深さ15mm）中に，均等に散布した。散布した幼胚数は，アカモク，シダモクでシャーレ1枚あたり60-70個，その他のホンダワラ類で70-90個であった。シャーレはそのまま室内に一晩静置し，散布した幼胚が仮根の伸長を開始して着生するのを待った。

一晩静置したシャーレは，Table 10に示す様々な培養条件下に移し，培養実験を開始した。光量実験区では，20℃，12時間明期－12時間暗期（以下12hL-12hD）に設定した培養庫内で，光源からの距離と遮光ネットで光量を12.5-400 $\mu Em^{-2}s^{-1}$ の範囲の6段階に設定した。温度実験区では多段温度式培養庫を用いて，12hL-12hD の下で，温度を5-30℃の範囲で5℃おきの6段階に設定した。温度実験区では，異なる光量下での温度への反応の違いを見るために，25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$，80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$ の2段階の光量条件を設定した。培地は2-3日置きに，ピペットを用いて交換した

実験開始時の葉状部・仮根部を測定するため，培養庫に入れる直前に，パスツールピペットにて各シャーレから着生した幼胚をランダムに剥ぎ取って10%ホルマリン海水で固定した。また，培養開始後は1週間おきに，同様の手法でシャーレ1枚から10-20個体を間引いて固定した。2週間後と4週間後の固定サンプルに対して，成長測定を行った　サンプルの中から成長の良好な10個体を選び，スライドグラスとカバーグラスの間にはさんでできるだけ平面的な状態とし，葉状部と仮根部（Fig. 18）を実体顕微鏡あるいは倒立顕微鏡下で写真撮影した。葉状部に数枚の初期葉が形成

Table 9. Isolation data, size of *Sargassum* embryos with S.D. in this study and water temperature on the day of isolation

Species	Date	Average embyo size (μm)	Water temp. (℃)
S. horneri (St. 1)	Dec. 16 1996	240±25 × 188±20	13.4
S. horneri (St. 5)	May 19 1996	284±28 × 241±26	15.0
S. filicinum	Jun. 14 1996	293±23 × 219±21	19.0
S. patens	Jun. 22 1996	233±15 × 180±20	21.0
S. muticum	May 16 1996	181±21 × 113±13	15.3
S. macrocarpum	Jun. 11 1996	274±31 × 214±23	17.7

Table 10. Culture conditions in this study

	Irradiance variable	Temperature variable
Photoperiod	12hL-12hD	12hL-12hD
Irradiance (μE m^{-2} s^{-1})	12.5, 25, 50, 100, 200, 400	25, 80
Temperature (℃)	20	5, 10, 15, 20, 25, 30

されている場合は，互いの葉が重なり合わないように注意した。Macintosh 用の画像解析プログラム NIH-image を用いて，撮影した写真から葉状部，仮根部の投影面積をそれぞれ測定した。NIH-image において面積を測定する際には，測定の対象と背景とのコントラストが明瞭である必要があるため，必要に応じては写真上の測定部位を油性インクで黒く塗る等の処理を施した。また，各培養条件下における葉状部と仮根部の相対的な発達量の差異を明らかにするため，葉状部・仮根部の面積の比を求め，アカモク個体群間と他種間の比較に供した。面積測定と同時に，形成された初期葉の枚数を数え，葉状部の最大長（仮根部との境界から最も長い初期葉の先端までの長さ）及び最大仮根長も測定した。

光量実験区においては，光量と葉状部・仮根部の発達との関係をより明瞭にするため，ノンパラメトリック検定により，各光量条件下における結果の比較を行った。クラスカル-ウオリスの検定で各条件下の結果の差を検定した後，シエッフェの方法による多重比較を行った。

結　果

アカモク 2 個体群間の比較

本節では，秋季に成熟する St.1のアカモク個体群の幼胚を St.1種苗，春季に成熟する St.5のアカモク個体群の幼胚を St.5種苗と呼称する。以下，各実験区の結果を述べる。

1)　温度反応性

様々な温度下で培養した St.1種苗と St.5種苗の，4 週間後の葉状部と仮根部の面積を，Fig. 19に示す。また Table 11（St.1種苗）及び Table 12（St.5種苗）に同じく 4 週間後の葉状部・仮根部の最大長，また形成された初期葉の枚数を示す。

秋季に成熟する St.1種苗の初期成長において，その葉状部の発達は，光量80 μE $m^{-2}s^{-1}$では10℃ 以下ではほとんど発達せず，15℃ 下で発達は僅少，20-25

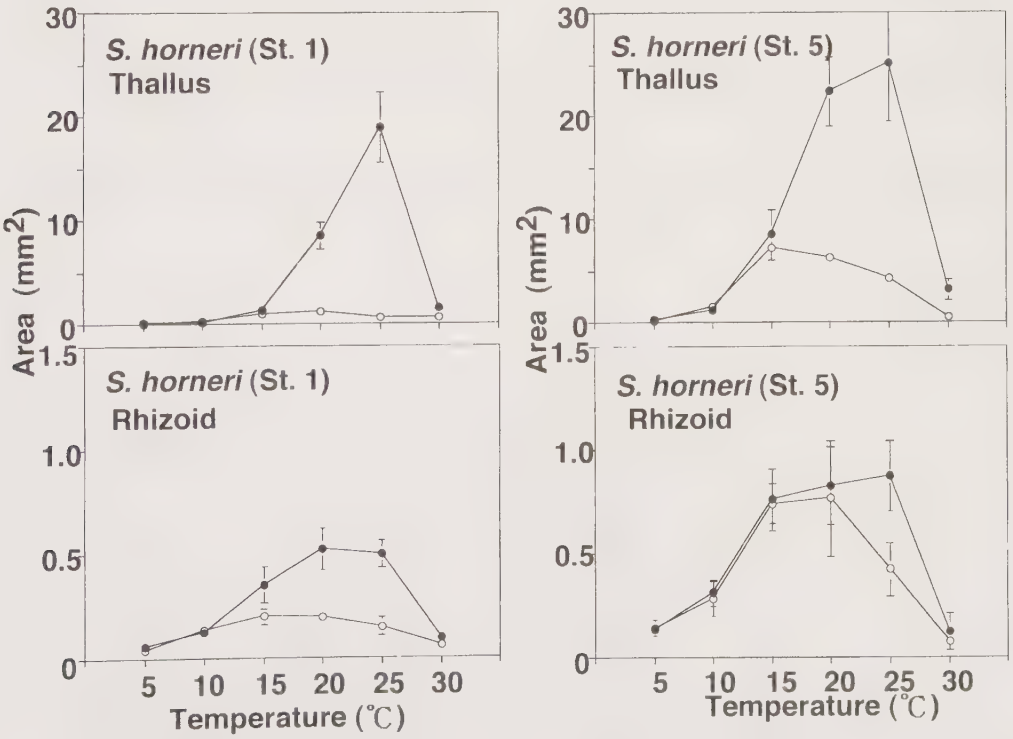


Fig. 19. Thallus and rhizoid area of *S. horneri* plants of St. 1 and St. 5 in the early developmental stage cultured under various temperature conditions for 4 weeks. At 80 μE $m^{-2}s^{-1}$ (●) and 25 μE $m^{-2}s^{-1}$ (○).

Table 11. Results of the maximum thallus and rhizoid length and mean number of leaves of young *S. horneri* (St. 1) plants cultured for 4 weeks in the temperature variable experiment

Irradiance ($\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$)	Temp. (℃)	Maximum length (mm) Thallus	Rhizoid	Ave. number of leaves
80	5	0.67 ± 0.08	0.40 ± 0.08	1.0
	10	0.95 ± 0.13	0.54 ± 0.06	1.0
	15	3.55 ± 0.77	0.81 ± 0.09	3.3
	20	7.43 ± 0.60	1.06 ± 0.09	5.1
	25	7.81 ± 0.46	1.26 ± 0.14	6.1
	30	3.88 ± 0.62	0.52 ± 0.12	3.8
25	5	0.52 ± 0.08	0.33 ± 0.05	1.0
	10	1.70 ± 0.28	0.69 ± 0.09	1.4
	15	4.22 ± 0.42	0.81 ± 0.16	2.0
	20	4.12 ± 0.37	1.07 ± 0.16	2.7
	25	3.16 ± 0.41	1.01 ± 0.13	2.5
	30	2.87 ± 0.29	0.48 ± 0.04	3.2

℃下で良好であり，特に25℃下で良好であった（Fig. 19）。ところが，30℃においては，発達は大きく阻害された。初期葉は，25℃下では平均で6.1枚形成されたが，10℃以下ではほとんど形成されなかった（Table 11）。光量25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では，15-20℃で発達が他の温度下よりも多少良好であったが，80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下と比較して温度条件間での差異は不明瞭であり，全体的に抑制された。15℃以下では80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$と25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$の光量条件間で大きな差異は認められなかった（Fig. 19）。

仮根部の発達は，光量80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では10℃以上で温度の上昇とともに良好となり，20-25℃で最も良好であったが，30℃においては大きく阻害された（Fig. 19）。25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では15-20℃で他の温度下よりも多少良好であったが，80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$に比較して，温度条件間の差異は明瞭ではなかった。10℃以下では80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$と25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$の光量条件間で大きな差異が無かった。

Table 12. Results of the maximum thallus and rhizoid length and mean number of leaves of young *S. horneri* (St. 5) plants cultured for 4 weeks in the temperature variable experiment

Irradiance ($\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$)	Temp. (℃)	Maximum length (mm) Thallus	Rhizoid	Ave. number of leaves
80	5	1.00 ± 0.10	0.65 ± 0.12	1.0
	10	3.11 ± 0.41	0.81 ± 0.11	2.3
	15	8.53 ± 0.89	1.21 ± 0.16	4.0
	20	9.23 ± 0.89	1.23 ± 0.20	5.4
	25	8.73 ± 0.82	1.35 ± 0.31	6.0
	30	3.35 ± 0.62	0.58 ± 0.31	4.2
25	5	0.86 ± 0.08	0.70 ± 0.07	1.0
	10	3.78 ± 0.39	0.79 ± 0.15	2.1
	15	7.49 ± 1.00	1.58 ± 0.21	2.9
	20	5.94 ± 0.75	1.47 ± 0.27	2.6
	25	4.01 ± 0.51	1.10 ± 0.16	3.1
	30	1.51 ± 0.26	0.44 ± 0.12	3.3

葉状部と仮根部の面積比（Table 20）は，光量80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下で5-30℃の範囲で0.9-23.4，また光量25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では1.3-10.7まで変動した。80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では，特に25℃下では23.4と顕著に大きかったが，これは同条件下では仮根部と比較して葉状部が大きく発達することによる。一方，25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では面積比の変動は比較的小さかったが，30℃下で10.7と他の温度下より大きかった。

春季に成熟するSt.5種苗の初期成長においては，葉状部の発達は光量80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では，10℃以上において温度の上昇とともによく発達し，15℃下でも比較的良好であり，25℃下で最も良好であった。30℃下では大幅に阻害された（Fig. 19）。葉は25℃下で平均6.0枚形成され，St.1種苗と異なり，10℃でも2.3枚形成された（Table 12）。25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では15℃で発達が最も良好であり，15℃以下では光量80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下と結果はほぼ等しく，15℃以上では徐々に低下し，30℃下では著しく阻害された（Fig. 19）。

仮根部においては，光量80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では10℃以上で温度の上昇とともによく発達するようになり，25℃で最も良好であった（Fig. 19）。30℃下においては大きく阻害された。25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では15-20℃で最も良好であり，15℃以下では80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下での結果と大きな差異は無かった。しかし，20℃を超えると温度の上昇とともに低下傾向を示し，30℃下では大きく阻害された。

葉状部と仮根部の面積比（Table 20）は，光量80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下で5-30℃の範囲で1.5-28.8，また光量25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では1.1-10.2まで変動した。80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では，20℃以上で面積比が25.9-28.8と顕著に大きかった。20，25℃下においては，葉状部・仮根部の発達とも良好であるため（Fig. 19），これらの条件下における大きな面積比は，相対的に仮根部よりも，葉状部の方が大きく発達することによる。一方，30℃下においても25.9と比較的大きい数値が得られたが，これは葉状部の発達が阻害されるが，仮根部の発達がより大きく阻害されることによる（Fig. 19）。

2) 光量反応性

温度20℃のもとで，様々な光量で培養したSt.1種苗とSt.5種苗の，4週間後の葉状部と仮根部の面積を，Fig. 20に示す。またTable 17に，両種苗の4週間後の葉状部，仮根部の最大長，また形成された初期葉の枚数を示す。

St.1種苗においては，200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$までは光量が大きいほど葉状部の発達も良好であった（Fig. 20）。各光量条件下の葉状部面積の結果には，有意な差があり（$p<0.01$），シエッフェの方法による多重比較によると，200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$と400 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下の結果同士を除く，全ての光量条件の結果の組み合わせにおいて有意差

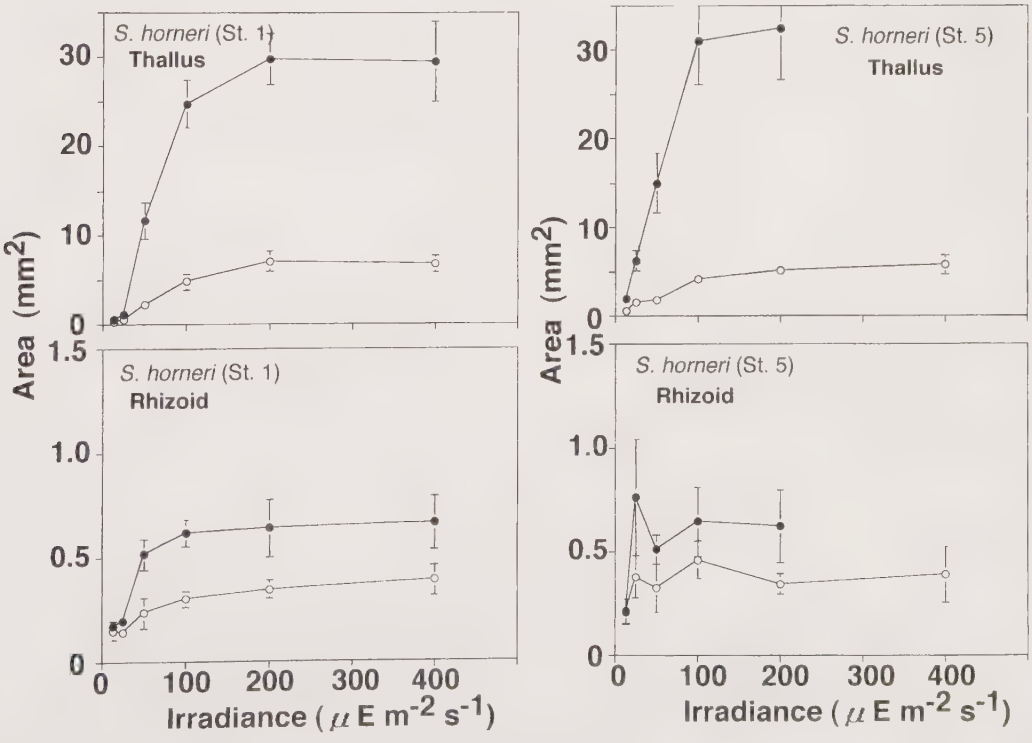


Fig. 20. Thallus and rhizoid area of *S. horneri* plants of St. 1 and St. 5 in the early developmental stage cultured under various irradiance conditions for 2 weeks (○) and 4 weeks (●).

があった（Table 18）。200 μEm^{-2}s^{-1}と400 μEm^{-2}s^{-1}下の結果間で有意差が無かったことから，葉状部の発達は光量200 μEm^{-2}s^{-1}程度で飽和に達すると考えられた。形成された初期葉の枚数も，200 μEm^{-2}s^{-1}で7.8枚，400 μEm^{-2}s^{-1}で7.1枚と大きな差異は無かった（Table 17）。一方，仮根部は，光量100 μEm^{-2}s^{-1}まで光量の増加とともに発達も良好になった（Fig. 20）。各結果間には有意な差があり（$p<0.01$），多重比較の結果では，50 μEm^{-2}s^{-1}以上の光量条件では，50 μEm^{-2}s^{-1}と400 μEm^{-2}s^{-1}下の結果の組み合わせを除き，有意な差が無かった（Table 19）。従って仮根部の発達は光量50 μEm^{-2}s^{-1}付近で飽和すると考えられた。

葉状部と仮根部の面積比（Table 21）は，光量100 μEm^{-2}s^{-1}下まで顕著に増加し，200 μEm^{-2}s^{-1}下で46.6と最大になった。仮根部の発達が比較的低光量下で飽和するのに対し，葉状部の面積は100-200 μEm^{-2}s^{-1}まで増加するため，光量の増加に伴う両部位の相対的な発達の違いが面積比に反映されたことによる。

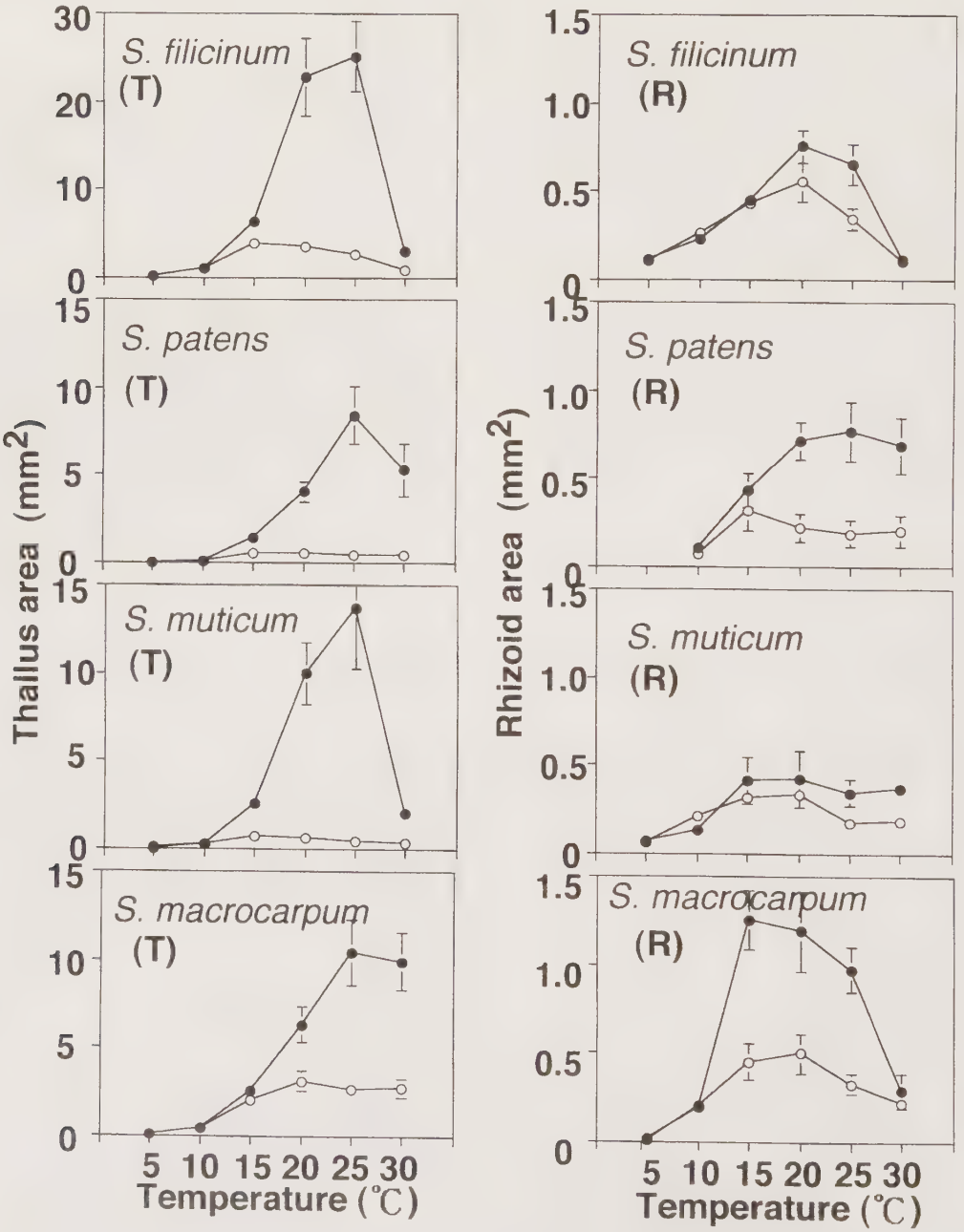


Fig. 21. Thallus (T) and rhizoid (R) area of young plants of four *Sargassum* species cultured under various temperature conditions for 4 weeks. At 80 μEm^{-2}s^{-1} (●) and 25 μEm^{-2}s^{-1} (○).

St.5種苗の実験では，葉状部の発達は光量100 $\mu Em^{-2}s^{-1}$まで，光量の増加とともに大きく増加する結果が得られた（Fig. 20）。各光量条件の結果間には有意差（$p<0.01$）があったが，多重比較の結果では100 $\mu Em^{-2}s^{-1}$と200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$間で有意な差が無かった（Table 18）ので，100 $\mu Em^{-2}s^{-1}$付近で葉状部の発達は飽和するものと考えられた。なお400 $\mu Em^{-2}s^{-1}$条件下の実験中にシャーレの中に藍藻類の増殖が起こり，中断せざるを得なかった。従って同条件下における4週間後の結果は得られていない。一方仮根部の発達においては，St.1種苗のような光量との明瞭な関係が認められなかった（Fig. 20）。4週間後の結果では25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下での発達が最も良好であったが，12.5 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下での結果と他の光量条件下での結果との間に有意差が見られたのみで，他の全ての光量条件の組み合わせにおいて有意差は認められなかった（Table 19）。

葉状部と仮根部の面積比（Table 21）は，光量50 $\mu Em^{-2}s^{-1}$以上から大きく増加し，100, 200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では50前後と非常に大きくなり，St.1種苗と同様に，

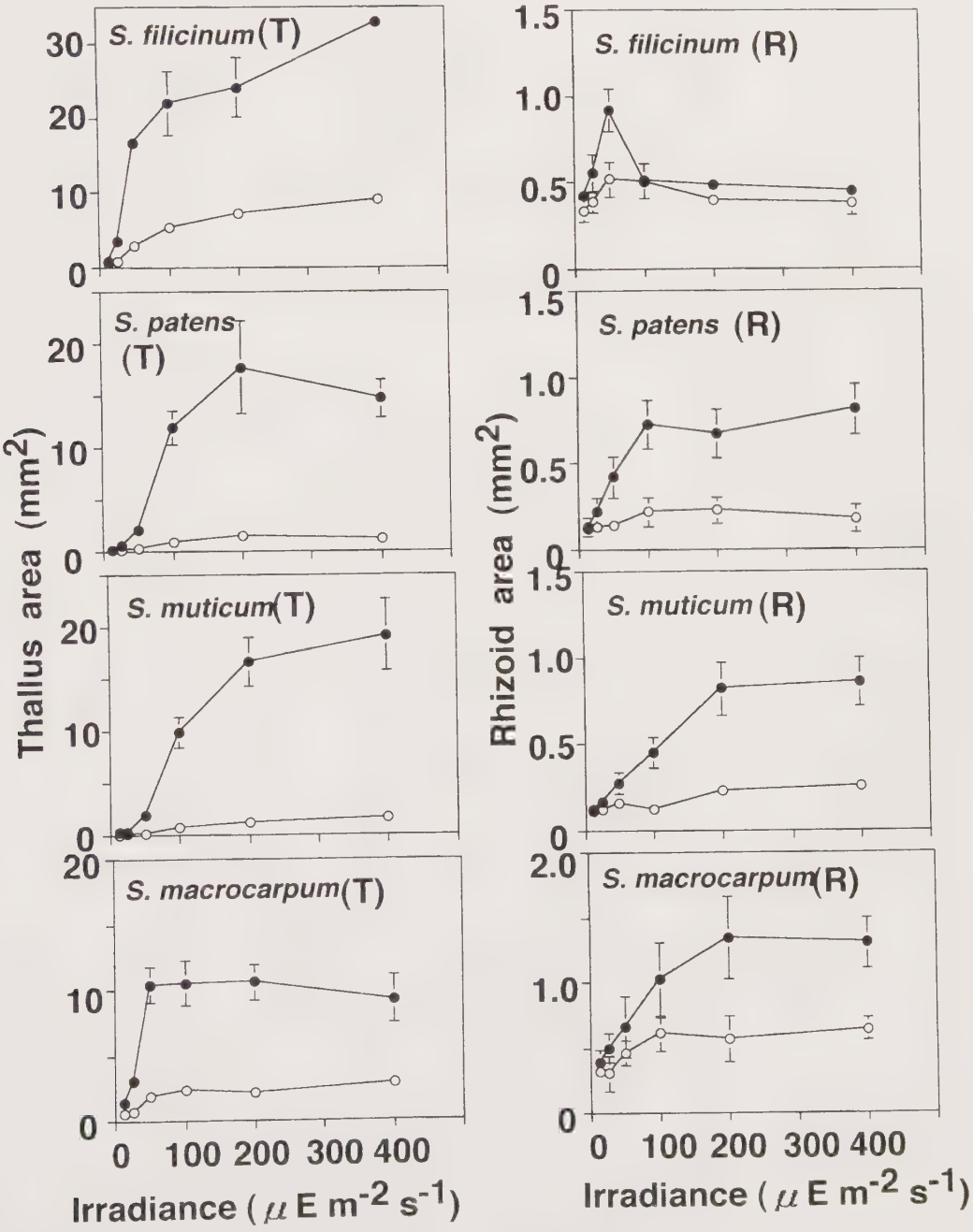


Fig. 22. Thallus (T) and rhizoid (R) area of young plants of four *Sargassum* species cultured under various irradiance conditions for 2 weeks (○) and 4 weeks (●).

高い光量条件下において葉状部の発達が仮根部と比べ顕著に大きいことが反映したと考えられた。

その他のホンダワラ類4種の初期成長と温度・光量との関係

その他のホンダワラ類4種（シダモク，ヤツマタモク，タマハハキモク，ノコギリモク）の温度実験区における葉状部と仮根部面積の結果をFig. 21に，また光量実験区における葉状部と仮根部面積の結果をFig. 22に示す。また温度実験区の葉状部・仮根部最大長，葉数をTable 13（シダモク），Table 14（ヤツマタモク），Table 15（タマハハキモク），Table 16（ノコギリモク）に，また光量実験区における4種の同結果をTable 17に示す。以下，各種についての結果を述べる。

Table 13. Results of the maximum thallus and rhizoid length and mean nunber of leaves of young *S. filicinum* plants cultured for 4 weeks in the temperature variable experiment

Irradiance (μE m^{-2} s^{-1})	Temp. (℃)	Maximum length (mm) Thallus	Rhizoid	Ave. number of leaves
80	5	0.58 ± 0.06	0.59 ± 0.09	1.0
	10	2.51 ± 0.35	0.83 ± 0.06	2.1
	15	5.02 ± 0.70	0.98 ± 0.11	4.1
	20	6.90 ± 0.66	1.54 ± 0.13	5.7
	25	7.47 ± 1.09	1.31 ± 0.16	6.2
	30	2.73 ± 0.31	0.62 ± 0.15	4.0
25	5	0.57 ± 0.07	0.57 ± 0.06	1.0
	10	2.54 ± 0.20	0.90 ± 0.10	2.0
	15	3.76 ± 0.52	1.32 ± 0.19	2.9
	20	3.03 ± 0.36	1.65 ± 0.22	2.9
	25	2.65 ± 0.25	1.24 ± 0.14	3.3
	30	1.78 ± 0.16	0.70 ± 0.08	3.1

Table 14. Results of the maximum thallus and rhizoid length and mean nunber of leaves of young *S. patens* plants cultured for 4 weeks in the temperature variable experiment

Irradiance (μE m^{-2} s^{-1})	Temp. (℃)	Maximum length (mm) Thallus	Rhizoid	Ave. number of leaves
80	5	0.30 ± 0.05	–	1.0
	10	0.50 ± 0.09	0.64 ± 0.10	1.0
	15	3.04 ± 0.28	1.14 ± 0.22	2.5
	20	4.06 ± 0.25	1.14 ± 0.17	3.6
	25	5.02 ± 0.66	1.21 ± 0.27	4.4
	30	3.66 ± 0.65	1.63 ± 0.30	4.1
25	5	0.26 ± 0.02	–	1.0
	10	0.42 ± 0.04	0.57 ± 0.22	1.0
	15	1.85 ± 0.27	1.33 ± 0.23	1.4
	20	2.10 ± 0.21	1.19 ± 0.38	1.8
	25	1.89 ± 0.22	1.02 ± 0.32	2.0
	30	1.75 ± 0.18	0.83 ± 0.13	2.0

Table 15. Results of the maximum thallus and rhizoid length and mean nunber of leaves of young *S. muticum* plants cultured for 4 weeks in the temperature variable experiment

Irradiance (μE m^{-2} s^{-1})	Temp. (°C)	Maximum length (mm) Thallus	Rhizoid	Ave. number of leaves
80	5	0.40 ± 0.08	0.63 ± 0.09	1.0
	10	1.01 ± 0.11	0.70 ± 0.07	2.3
	15	4.04 ± 0.33	1.13 ± 0.20	4.0
	20	8.03 ± 0.71	1.02 ± 0.22	5.4
	25	10.58 ± 1.26	1.00 ± 0.30	6.0
	30	3.08 ± 0.25	1.16 ± 0.09	4.2
25	5	0.31 ± 0.03	0.64 ± 0.07	1.0
	10	1.16 ± 0.13	1.07 ± 0.19	1.0
	15	2.17 ± 0.20	1.40 ± 0.39	1.7
	20	2.00 ± 0.18	1.40 ± 0.25	2.0
	25	1.63 ± 0.19	1.05 ± 0.14	1.5
	30	1.51 ± 0.09	0.95 ± 0.10	1.9

Table 16. Results of the maximum thallus and rhizoid length and mean nunber of leaves of young *S. macrocarpum* plants cultured for 4 weeks in the temperature variable experiment

Irradiance (μE m^{-2} s^{-1})	Temp. (°C)	Maximum length (mm) Thallus	Rhizoid	Ave. number of leaves
80	5	0.56 ± 0.06	0.26 ± 0.06	1.0
	10	1.30 ± 0.09	0.85 ± 0.10	1.0
	15	3.35 ± 0.18	1.50 ± 0.11	1.9
	20	5.42 ± 0.40	1.89 ± 0.17	2.9
	25	5.93 ± 0.77	1.86 ± 0.31	3.9
	30	5.70 ± 0.66	1.10 ± 0.21	2.9
25	5	0.54 ± 0.04	0.18 ± 0.08	1.0
	10	1.36 ± 0.14	0.92 ± 0.17	1.0
	15	2.94 ± 0.39	1.25 ± 0.18	1.7
	20	3.65 ± 0.34	1.79 ± 0.36	1.7
	25	3.58 ± 0.34	1.36 ± 0.36	1.8
	30	3.87 ± 0.39	1.01 ± 0.12	1.6

Table 17. Results of the maximum thallus (T) and rhizoid (R) length and mean nunber of leaves (L. N.) of young *Sargassum* plants cultured for 4 weeks in the irradiance variable experimrent

		Irradiance (μE m^{-2} s^{-1}) 12.5	25	50	100	200	400
S. horneri (St. 1)	T.	1.74 ± 0.18	2.53 ± 0.23	5.67 ± 0.70	7.81 ± 0.54	7.81 ± 0.54	7.14 ± 0.57
	R.	1.03 ± 0.15	1.07 ± 0.16	1.11 ± 0.16	1.13 ± 0.19	1.12 ± 0.17	1.08 ± 0.12
	L.. N.	1.9	2.7	5.0	7.4	7.8	8.1
S. horneri (St. 5)	T.	3.48 ± 0.67	5.94 ± 0.75	7.89 ± 1.00	9.29 ± 1.06	8.38 ± 0.71	–
	R.	0.93 ± 0.12	1.47 ± 0.27	1.39 ± 0.18	1.30 ± 0.18	1.16 ± 0.18	–
	L.. N.	2.0	2.6	4.3	5.8	6.7	–
S. filicinum	T.	2.25 ± 0.19	3.03 ± 0.36	6.12 ± 0.54	7.37 ± 0.80	7.04 ± 0.89	8.69 ± 0.80
	R.	1.42 ± 0.18	1.65 ± 0.22	1.76 ± 0.15	1.10 ± 0.19	1.10 ± 0.15	0.96 ± 0.06
	L.. N.	2.0	2.9	4.3	6.2	7.2	6.8
S. patens	T.	0.81 ± 0.15	2.10 ± 0.21	3.90 ± 0.44	6.09 ± 0.42	6.97 ± 0.97	6.04 ± 0.95
	R.	0.86 ± 0.29	1.19 ± 0.38	1.12 ± 0.21	1.13 ± 0.26	1.03 ± 0.10	1.08 ± 0.17
	L.. N.	1.0	1.8	2.8	4.6	5.4	5.1
S. muticum	T.	1.21 ± 0.13	1.39 ± 0.17	3.29 ± 0.18	7.51 ± 0.68	8.61 ± 0.88	8.40 ± 0.70
	R.	0.98 ± 0.22	1.15 ± 0.25	1.33 ± 0.28	0.76 ± 0.10	0.98 ± 0.10	0.91 ± 0.06
	L.. N.	1.0	1.1	2.0	2.8	3.8	4.0
S. macrocarpum	T.	2.51 ± 0.28	3.65 ± 0.34	6.02 ± 0.38	6.22 ± 0.53	5.75 ± 0.57	5.41 ± 0.41
	R.	1.54 ± 0.21	1.79 ± 0.36	1.47 ± 0.33	1.37 ± 0.21	1.80 ± 0.18	1.60 ± 0.20
	L.. N.	1.0	1.7	2.4	3.0	4.0	4.3

1) シダモク

温度実験区におけるシダモクのグラフの形状は，アカモクのSt.5種苗（Fig. 19）と極めて似通っていた。すなわち，80μEm^{-2}s^{-1}下においては葉状部の発達は15℃以上で見られ，20-25 ℃下で極めて良好であり，30℃下においては阻害されること，また25μEm^{-2}s^{-1}においては，15℃以上でもそれほど良好な発達は見られず，温度条件間の差違は80μEm^{-2}s^{-1}に比べて少ない等である（Fig. 21）。仮根部の発達についても，10℃以上で発達が見られ，20-25℃で良好なこと，30℃における阻害，15℃以下では光量間で差が無いこと等が，やはりアカモクSt.5種苗と類似した結果となった

Table 18. Results of Scheffe's multiple-comparison method among the thallus area of young *Sargassum* plants cultured for 4 weeks in the irradiance variable experiment.
** p<0.01 ; * p<0.05 ; n.s. (non-significant) ; – (no data)

Irradiance μEm^{-2}s^{-1} vs μEm^{-2}s^{-1}		*S. horneri* (St. 1)	*S. horneri* (St. 5)	*S. filicinum*	*S. patens*	*S. muticum*	*S. macrocarpum*
12.5	25	*	**	**	**	n.s.	n.s.
12.5	50	**	**	**	**	**	**
12.5	100	**	**	**	**	**	**
12.5	200	**	**	**	**	**	**
12.5	400	**	–	**	**	**	**
25	50	*	**	**	**	**	**
25	100	**	**	**	**	**	**
25	200	**	**	**	**	**	**
25	400	**	–	**	**	**	**
50	100	**	**	**	**	**	n.s.
50	200	**	**	**	**	**	n.s.
50	400	**	–	**	**	**	n.s.
100	200	**	n.s.	n.s.	**	**	n.s.
100	400	**	–	**	**	**	n.s.
200	400	n.s.	–	**	n.s.	n.s.	n.s.

Table 19. Results of Scheffe's multiple-comparison method among the rhizoid area of young *Sargassum* plants cultured for 4 weeks in the irradiance variable experiment.
** $p<0.01$; * $p<0.05$; n.s. (non-significant) ; – (no data)

Irradiance $\mu Em^{-2}s^{-1}$	vs $\mu Em^{-2}s^{-1}$	*S. horneri* (St. 1)	*S. horneri* (St. 5)	*S. filicinum*	*S. patens*	*S. muticum*	*S. macrocarpum*
12.5	25	n.s.	**	**	n.s.	*	n.s.
12.5	50	**	**	**	**	**	**
12.5	100	**	**	n.s.	**	**	**
12.5	200	**	**	n.s.	**	**	**
12.5	400	**	–	n.s.	**	**	**
25	50	**	n.s.	*	*	**	n.s.
25	100	**	n.s.	n.s.	**	**	**
25	200	**	n.s.	n.s.	**	**	**
25	400	**	–	n.s.	**	**	**
50	100	n.s.	n.s.	**	**	**	*
50	200	n.s.	n.s.	**	**	**	**
50	400	*	–	**	**	**	**
100	200	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.
100	400	n.s.	–	n.s.	n.s.	**	n.s.
200	400	n.s.	–	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

(Fig. 21)。温度実験区におけるシダモクの葉状部・仮根部面積比（Table 20）もこの結果を反映し，アカモクのSt.5種苗の結果と似通っていた。

光量実験区においては，アカモクの結果とは異なり，葉状部は400 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下まで光量が大きいほど良好な発達が見られた（Fig. 22)。各光量下での結果間には有意差（$p<0.01$）があり，多重比較の結果では，100 $\mu Em^{-2}s^{-1}$と200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$の結果間を除く，全ての組み合わせで有意差があった（Table 18)。仮根部については，50 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下で最も良好な発達が見られ，それ以上の光量で発達の低下が見られた(Fig. 22)。50 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下の結果は他の全ての結果との組み合わせにおいて有意な差があったが，12.5と25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$間を除いて，他の全ての組み合わせにおいて有意差が無く，仮根部の発達は比較的低照度で飽和するものと考えられた（Table 19)。

光量実験区における葉状部・仮根部の面積比（Table 21）は，特に400 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下で73.0と非常に大きく，アカモクと比較してもシダモクが高い光量条件下において葉状部を顕著に発達させることが示唆された。

2) ヤツマタモク

温度実験区においては，80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では10℃以下では葉状部の発達は著しく遅れ，20℃から25℃においては良好であり，25℃で最も良い発達が見られた。しかし，30℃においても発達は大きく阻害されることは無く，比較的良好であった（Fig. 21)。25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下ではどの温度条件下においても，ほとんど発達が見られなかった。一方仮根部の発達は5℃下では著しく阻害され，組織の崩壊も見られたために測定が不可能であった。仮根部は，80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では10℃では若干の発達が見られ，20℃以上で良好であり，30℃においても良好な発達が観察された。低光量下では15℃が最も良好で，80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下の結果とほぼ同程度であったが，それ以上の温度においても15℃下とほぼ同程度の発達が見られた（Fig. 21)。温度実験区における葉状部・仮根部面積比（Table 20）は，10-30℃の間で80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下で1.0-11.0の範囲で変動し，25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では1.0-2.5の範囲で変動した。アカモク，シダモクと比較して面積比はいずれの光条件下においても小さく，変動幅も小さかったが，これは，前2種と比べて，ヤツマタモクの葉状部の発達が仮根部の発達に対し相対的に小さいことによる。

光量実験区においては，葉状部の発達の各条件下における結果には有意差（$p<0.01$）があり，50 $\mu Em^{-2}s^{-1}$以上から発達が顕著になり，200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$条件下で最も良好な発達が見られた（Fig. 22)。しかし，多重比較の結果では200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$と400 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下の結果の組み合わせに有意差が無く，発達は200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$で飽和するものと思われた（Table 18)。また仮根部においても，100 $\mu Em^{-2}s^{-1}$付近で発達は飽和した（Fig. 22)。多重比較の結果も100, 200, 400 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下での結果の全ての組み合わせにおいて有意な差が見られなかった（Table 19)。葉状部・仮根部面積比（Table 21）は，12.5-400 $\mu Em^{-2}s^{-1}$の範囲において，1.1-26.4まで変化し，200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$で最も大きかった。

Table 20. Thallus : rhizoid area ratio of young *Sargassum* plants cultured for 4 weeks in the temperature variable experiment

Irradiance	Temp.	*S. horneri* (St. 1)	*S. horneri* (St. 5)	*S. filicinum*	*S. patens*	*S. muticum*	*S. macrocarpum*
	5 ℃	1.3	1.5	1.0	–	0.8	5.1
	10 ℃	0.9	3.8	5.0	1.0	2.0	2.3
80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$	15 ℃	2.3	11.2	14.3	3.4	6.1	2.0
	20 ℃	10.1	27.1	30.2	5.7	23.8	5.3
	25 ℃	23.4	28.8	38.5	11.0	39.1	10.7
	30 ℃	10.1	25.9	25.4	7.7	5.5	34.2
	5 ℃	1.3	1.1	1.0	–	0.7	6.7
	10 ℃	1.7	5.3	4.2	1.0	1.2	2.1
25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$	15 ℃	5.1	9.7	9.2	1.6	2.1	4.5
	20 ℃	5.8	8.1	6.3	2.5	1.9	6.2
	25 ℃	4.4	10.2	7.7	2.4	2.3	8.0
	30 ℃	10.7	6.9	7.7	2.4	1.8	12.6

Table 21. Thallus : rhizoid area ratio of young *Sargassum* plants cultured for 4 weeks in the irradiance variable experiment

Irradiance ($\mu Em^{-2}s^{-1}$)	*S. horneri* (St. 1)	*S. horneri* (St. 5)	*S. filicinum*	*S. patens*	*S. muticum*	*S. macrocarpum*
12.5	3.2	9.1	2.1	1.1	2.2	3.5
25	5.8	8.1	6.3	2.5	2.0	6.2
50	22.6	29.3	18.2	5.0	7.0	15.7
100	40.0	48.1	43.3	16.5	21.8	10.3
200	46.6	51.8	49.4	26.4	20.3	7.9
400	44.3	–	73.0	18.1	22.3	7.1

3) タマハハキモク

温度実験区においては，80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では，10℃以下では葉状部はほとんど発達せず，20-25℃における発達が極めて良好であり，一方30℃下における阻害も顕著であった（Fig. 21）。25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下においてはどの温度条件下においても，発達は僅少であった。仮根部においては，80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では15℃，20℃で最も良好な発達が見られたが，25-30℃下においても良好な発達が見られた。25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では15℃以上で若干低調であることを除き，80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下の結果と顕著な差異は無かった（Fig. 21）。温度実験区における葉状部・仮根部面積比（Table 20）は，5-30℃の間で80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下で0.8-39.1の範囲で変動し，特に25℃下で39.1と顕著に大きかった。30℃下では5.5と比較的小さかったが，同温度下では，葉状部の発達が大きく阻害されるのに対し，仮根部の発達が比較的良好であるいう結果を反映していた（Fig. 21）。25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では0.7-2.3と変動幅は極めて小さく，同光量下では温度に関係なく葉状部の発達は抑制される傾向を反映していた。

光量実験区においては，葉状部の発達は50 $\mu Em^{-2}s^{-1}$以上で光量の増加とともに顕著に良好になり，400 $\mu Em^{-2}s^{-1}$で最も良好であった（Fig. 22）。しかし，多重比較の結果では200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$と400 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下の結果の組み合わせにおいては有意差が無く（Table 18），発達は200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$で飽和するものと考えられた。一方，仮根部においては，200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$まで発達と光量は比例しており，200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$付近で発達は飽和し（Fig. 22），多重比較の結果においても200と400 $\mu Em^{-2}s^{-1}$の間で有意差が無かった（Table 19）。葉状部・仮根部の面積比（Table 21）は，2.2-22.3の間で変動し，100 $\mu Em^{-2}s^{-1}$以上ではほとんど差異は無かった。

4) ノコギリモク

温度実験区においては，葉状部の発達は80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では，15℃から25℃にかけて温度の上昇とともに良好であり，30℃下でも比較的良好であった（Fig. 21）。15℃以下では，25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下の結果とほとんど同じであった。25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では，15℃以上

では発達はほぼ同様で，30℃下における阻害も見られなかった。一方，仮根部は葉状部とは異なり，80 μ $Em^{-2}s^{-1}$下では，最も良好な発達は15-20℃で起こる等，発達の適温はより低温側にシフトし，30℃における阻害が顕著であった（Fig. 21）。葉状部・仮根部の面積比（Table 20）は，5-30℃の範囲で2.0-34.2の変動を示したが，特に30℃下においては34.2と非常に大きく，同温度下における仮根部の顕著な発達阻害を反映した。

光量実験区においては，葉状部の発達は50 μ $Em^{-2}s^{-1}$で頭打ち状態になった（Fig. 22）。多重比較の結果もこれを裏付けており，50 μ $Em^{-2}s^{-1}$以上の光量下の結果の全ての組み合わせで有意差が無く（Table 18），50 μ $Em^{-2}s^{-1}$以上の光量下では葉状部の発達は飽和に達するものと考えられた。一方仮根部においては200 μ $Em^{-2}s^{-1}$まで，光量の増加に伴い，ほぼ直線的に発達も良好になった（Fig. 22）。しかし，多重比較の結果においては，100 μ Em $^{2}s^{-1}$以上の光量下の結果の全ての組み合わせで有意差が検出されなかった（Table 19）。葉状部・仮根部の面積比（Table 21）は3.5-15.7まで変化したが，葉状部の発達が比較的低光量下で飽和するのに対し，仮根部がより高い光量下まで発達することを反映して，50 μ $Em^{-2}s^{-1}$で最大となり，それ以上の光量下では減少した。

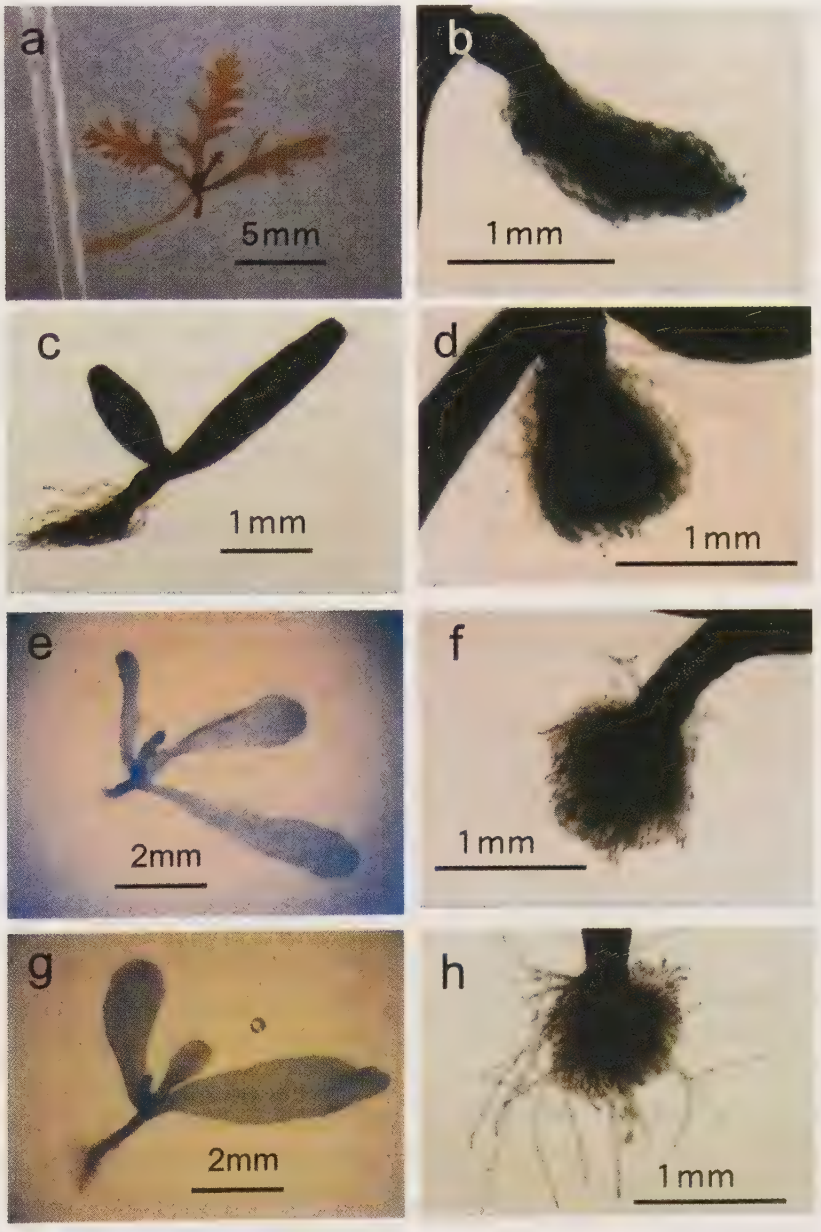


Fig. 23. Thallus and rhizoid area of the young plants of the four *Sargassum* species. a ; thallus, b ; rhizoid area of *S. horneri*. c ; thallus, d ; rhizoid area of *S. patens*. e ; thallus, f ; rhizoid area of *S. muticum*. g ; thallus, h ; rhizoid area of *S. macrocarpum*.

考 察

アカモクの2個体群の初期成長特性と温度・光量との関係

本研究の結果より，アカモクのSt.1種苗とSt.5種苗の初期成長と温度・光量との関係において，両種苗間に共通していた特性は次の通りであった。(1)温度実験区においては，光量に比較的恵まれている場合（80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$）は，25℃までは温度が高いほど葉状部も仮根部も発達が良好であり，20-25℃に適温を有した。低光量（25 $\mu Em^{-2}s^{-1}$）下においては発達の適温は低下するか，温度条件間で明瞭な差異が無くなった。(2)30℃下では葉状部，仮根部ともに発達は大きく阻害された。(3)15℃以下では葉状部，仮根部とも，その発達は光量よりも温度が制限要因になる傾向があった。(4)80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下の適温（20-25℃）下では，相対的に葉状部の発達の方が大きく，葉状部・仮根部の面積比は顕著に大きくなる。

両種苗間では，各実験区における結果のグラフの形状が若干異なり，また実験期間中における葉状部・仮根部の発達の「絶対量」はSt.5種苗の方が，St.1種苗よりも大きい傾向があったが，総じて両種苗の初期成長の好適温度・光量条件は似通っていると考えられた。光量実験区における仮根部の発達は，St.1種苗では50 $\mu Em^{-2}s^{-1}$程度で飽和し，またSt.5種苗においてはさらに低い光量で飽和するか，光量との明瞭な関係が見られないという結果であり，他のホンダワラ類と比較して特徴的な結果であったが，これについては後ほど考察する。

2－1節の結果より，St.1のアカモク個体群の成熟のピークの12月の水温は14-11℃であり，その後は2月－3月には10℃前後で，4月初めまで12℃以下の低水温が続く。一方，St.5の個体群の成熟のピークの4－5月の水温は12-17℃であり，成熟期の水温範囲は似通っているが，その後水温は上昇し6月には20℃を超える。今回，どちらの個体群の初期成長においても15℃以下では光量よりも温度が制限要因となる傾向があったが，特にSt.1のアカモクでは10-15℃の「低水温」下における成長が極めて緩慢であった。前述の通り，冬季の広島湾では最低水温が10℃前後であるので，St.1個体群では冬から春の長期間の低温期をほとんど成長しないで過ごすものと考えられる。冬季から春季にかけて，St.1ではアナアオサやマクサ等の繁茂が見られるが(寺脇ら, 1998)，これらの小型海藻類の「下草」として過ごすアカモクの発芽体や幼体もあるものと思われる。2－1節において観察したように，St.1において潜水によって容易に幼体が発見されるようになるのは6月であり，春以降水温が上昇するのに伴い，ようやくアカモクの成長が活発化するものと思われる。しかし，水温が上昇して以降は，アオサや小型紅藻類の「下草」として生育していた幼体にとって，上部を覆っていたこれらの海藻類が流失する等，光条件の改善が必要であると考えられる。一方，水温上昇期に成熟するSt.5個体群においては，当初より温度条件には比較的恵まれ，比較的短期間で初期成長期を通過する。同生育地では，母藻の流失直後の6月にはすでに基質の上に多数の幼体を認めることができる。

St.1の個体群は低温度期を比較的長期間にわたって，発芽体あるいは幼体というサイズ的に微小な段階で過ごさなければならない。発芽体はより発生の進んだ段階よりも，砂泥の被覆や植食動物の採食等の「減耗」要因にさらされることが多いとされる（中原, 1984b；新井，新井，1984；Chapman and Fletcher, 2002)。瀬戸内海においても，冬季は北西からの季節風による比較的大きな波浪にさらされる場所があるが，広島湾奥部に位置するSt.1は，冬季にも静穏な環境に保たれ，物理的な攪乱は小さい。また，ウニ類等大型の藻食性動物の分布もほとんど見られない。従って，St.1においては，同地のアカモクの比較的長い初期成長期においても，ある程度個体の生残が保証される生態学的特性があり，群落が維持されているものと考えられる。

他のホンダワラ類の初期成長特性とアカモクとの比較

ホンダワラ類においては，温度や光量等の環境要因と成長との関係を，種間で比較した例は極めて少ない。ホンダワラ類は種類により形態が極めて多様であり（吉田, 1984 b)，共通の成長の指標が見出しにくいこと，また大型の成体ではこれらの環境要因を制御した実験系を組むのが困難であること等がその理由として考えられる。今回実験に用いた種類においても，その付着器や茎，主枝の形成の様式等は互いに大きく異なっている（吉田，1984b)。しかし，ホンダワラ科やウガノモク科においては，発芽してから初期葉を連続的に形成する時期において，初期葉の形状を除いてその発生過程は共通しており（吉田, 1984a；寺脇, 1985）(Fig. 23)，より客観的な指標をもって種間の比較が可能である。

初期成長期のホンダワラ類の個々の種類の成長と環境要因との関係を調べた例は比較的多く，葉状部長（仮根の形成部から最長の初期葉の先端部までの長さ）や仮根長が成長の指標として用いられることが多かった（*e.g.*, De Wreede, 1978；Hales and Fletcher, 1989)。しかし，初期葉の形状は種間で異なり（吉田，

1984a；寺脇，1985)，また同一種においても培養条件により，長さと幅の比が異なる等，葉の形状が異なってくることが報告されている（吉田ら，1995)。また，仮根の形成においては，まず1次仮根が長く伸長し，その後2次仮根が一次仮根の間隙を埋めるように伸長を開始する（猪野，1947)。従って，単なる葉状部の長さや，仮根の最大長では，種間や培養条件間の成長の違いが客観的に評価できない。葉状部や仮根部の生態的機能を考えたときに，その成長を面の拡がりとして捉えることが，客観的な比較の上ではより有効であると考えられる。

今回これらの指標を用いて調べたアカモクを含む5種のホンダワラ類の初期成長特性には，種類ごとに共通する点，また大きく異なる点の双方が見られた。

温度実験区において各種に共通していた特性は，(1)15-25℃で葉状部，仮根部とも発達が良好であり，比較的光量に恵まれている場合（本研究においては80 $\mu Em^{-2}s^{-1}$)，比較的高温側(20-25℃)に最適温度がある。(2)10℃以下の温度では，ほとんど成長しないか極めて緩慢であり，15℃以下では成長は温度が制限要因になる傾向がある，という点であった。

一方，(1)30℃下における葉状部，仮根部の発達，及び(2)20-30℃の範囲における葉状部と仮根部の面積比，には種間で大きな違いが見られた。30℃下では，アカモク及びシダモクは，葉状部，仮根部ともに発達が大きく阻害された。ノコギリモクの葉状部は30℃下でも比較的良好な発達を示したのに対し，仮根部の発達は30℃下では大きく阻害され，他の種類と比較し若干低温側（15℃）に好適温度があった　ヤツマタモクは葉状部，仮根部とも30℃下での阻害の程度は小さかった。タマハハキモクの葉状部は30℃下で大きく発達が阻害されたが，仮根部は比較的温度適性が広く，15℃から30℃まで比較的良好な成長を示した。これらの「高温域」における種間の葉状部，仮根部の発達特性の違いは，前述した種間の相違点の1つである面積比に大きく反映した。

ホンダワラ類の初期成長と温度との関係は比較的多くの種類で調べられており，日本産のホンダワラ類の幼胚の成長好適温度は種によって違いはあるが15-25℃であるとされている（徳田ら，1987)。しかし，同一種であっても産地が異なると好適温度に違いがあるとされており，比較的多くの報告のあるアカモク幼胚の葉状部の成長最適温度は，16-20℃（大分県産)，26℃（神奈川県産)，15℃（宮城県産）と大きな違いがある（小河，1986)。本研究における広島湾内のアカモクの2個体群においても温度への反応性に若干の違いが見られたので，アカモクのように分布域の広い種類においては，地域個体群間に生理的な違いが生じている可能性はある。しかし，やはり本研究で明らかにされたように，培養中に与えた光量条件によっても成長の好適温度に差異が生じてくる。従って，地域個体群間の比較においては，培養条件を同一に揃え，比較することが必要であろう。Hales and Fletcher (1989)は，我が国から欧米諸国沿岸へ広まり害藻とされているタマハハキモクについて，10-30℃まで広範囲の温度下で発芽体の成長が可能であり，それが同種の分布拡大の一因であると考察している。同報告においては，本来の産地よりも低温度の海域（イギリス大西洋岸）に生育する発芽体の成長適温も，本研究の広島湾産のものと同様25℃と比較的高温側にある。

本研究において観察された，高温条件下（30℃）における種間の成長特性の違いについては，各種の我が国沿岸における分布域と関連させて若干の考察が可能である。アカモク，タマハハキモク，ノコギリモクは，いずれも我が国の温帯域の沿岸に分布するが，その南限は九州である（吉田，1998)。しかし，Schyzophycus 亜属に属するヤツマタモクは，亜熱帯域である南西諸島にまで分布する（吉田，1998）ヤツマタモクは30℃下でも葉状部，仮根部ともに良好な発達が観察され，比較的高温度下においても生育が可能な特性を有しているように思われる。一方，他の種類においては30℃下で何らかの成長の阻害が観察されたが，特に基質に藻体を固着させるという重要な機能を有する仮根部については，その発達が阻害されれば，発芽体は波浪等の物理的揺動に弱く，より流失しやすくなる可能性がある。特に，高温下で葉状部に比較して仮根部の発達がより阻害され，大きな葉状部：仮根部面積比を示すアカモク，シダモク，ノコギリモクのような種類は，構造的に物理的揺動に対する耐性が弱くなり，流失しやすいものと考えられる。温暖化による高水温現象が沿岸域における藻場の衰退・消失の一因とされている（井関，2003）が，その影響の過程は藻食魚類の採食行動の活発化以外には必ずしも明らかになっていない。高温と仮根の発達の関係，ひいては個体の生残への影響について，今後検討する必要がある。

光量実験区においても葉状部，仮根部の発達は，それぞれの種類で特徴的な結果を示した。アカモク，シダモク，ヤツマタモク，タマハハキモクにおいては，葉状部の発達は200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$以上の比較的高い光量下で飽和に達した。一方，ノコギリモクにおいては，低光量下(50 $\mu Em^{-2}s^{-1}$)で葉状部の発達は飽和した。仮根部の発達については，アカモク（2個体群)，シダモクにおいては，低光量下（50 $\mu Em^{-2}s^{-1}$）で飽和，もしくは光量との明瞭な関係は認められなかった。

方，ヤツマタモク，タマハハキモク，ノコギリモクにおいては100-200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$の比較的高い光量下で飽和した。

今回の光量実験区において，いずれの種類においても各部の発達が飽和していた200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$条件下における葉状部，仮根部面積の日間増加量を，アカモク（2個体群）及び他5種において比較した(Table 22)。葉状部面積の日間増加量はアカモクが最も大きく，2個体群とも1 mm^2/day前後の値を示し，最も小さいのはノコギリモクの0.36mm^2/dayであった。逆に，仮根部面積においては，シダモクが0.014mm^2/dayと小さかったが，アカモクが2個体群とも0.020mm^2/day程度であり，ノコギリモクが0.046mm^2/dayと最も大きかった。ヤツマタモク，タマハハキモクはアカモクとノコギリモクの中間であった。同じく200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$条件下における葉状部・仮根部の面積比は，アカモク，シダモクが50前後，ヤツマタモクが26.4，タマハハキモクが20.3，ノコギリモクが7.9であり（Table 21），この序列は上記の各部位における発達の絶対量に見られる種間の傾向に等しい。これらの値に見られる種間の相違には，それぞれの種が，初期成長期において相対的に葉状部・仮根部のどちらの発達に「重きをおいている」かが反映されていると考えられる。

生態的な特性を比較してみると，アカモクが1年生なのに対し，ノコギリモクは8-9年の寿命を有するホンダワラ類でも最も長命な種類である（村瀬，2001）。一方，ヤツマタモク，タマハハキモクについては寿命に関して詳細な知見は無いものの，いずれも多年生の種類である（谷口，山田，1978；Deysher, 1984）。また，水深や波浪の強度，基質の安定性等の物理的環境の傾度に沿って観察される海藻植生の変化は，遷移に伴う優占種の変化系列を表している（今野，1985；寺脇ら，2001）とされ，漸深帯の最も浅所に出現するアカモクは，大型海藻の遷移系列では初期の段階に位置し，ノコギリモクは比較的深所の海水流動の小さい場所で群落を形成し（谷口，山田，1978；寺脇ら，2001），遷移系列では極相に近い段階に位置している（今野，1985）。寿命や遷移系列等の生態学的特性において，アカモクとノコギリモクを両極とするならば，ヤツマタモク，タマハハキモクはその中間的な特性を有していると考えられる。

広島湾においては，アカモクはいずれの個体群も水深0-2 mの浅い場所に群落を作り，ノコギリモクは水深3-5 mで群落を形成する（寺脇ら，2001）。アカモクの生育場所は享受しうる光量に比較的恵まれていると考えられるが，このような場所には小型の他種海藻も多く存在する。従って，光をめぐる競合において優位に立つために，生産器官である葉状部を速やかに発達させる必要がある。このことが，初期成長期においてアカモクが最も大きく葉状部を発達させる最大の理由であろうと思われる。しかし，同時にアカモクの葉状部は仮根部に比して大きく発達するため，海水流動等による流失の危険性も大きいと考えられる。流失による大量の減耗を避け，群落を形成するためには，少なくとも初期成長期における生育環境がある程度静穏である必要があると思われる。一方，多年生であるノコギリモクの発芽体の生育場所は，すでに群落を形成している母藻の林冠の下部の光量に乏しい環境である。このようなところで発芽するノコギリモク幼胚はある程度耐陰性を有しており（村瀬，2001），林冠を形成している個体が流失してギャップが形成され，光環境が好転するまでは「下草」として過ごす。このような環境下においては光の捕捉器である葉状部の形成にエネルギーを回すよりも，生育場所を確保する付着器の発達にエネルギーを回すのが有利なのかもしれない。またヤツマタモク，タマハハキモクのように生態学的にアカモク，ノコギリモクの中間の特性を示すと

Table 22. Daily increase of thallus and rhizoid in the early development of *Sargassum* species under 200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$ in the irradiance variable experiment

	Daily increase of thallus (mm^2 / day)	Daily increase of rhizoid (mm^2 / day)
S. horneri (St. 1)	0.99	0.021
S. horneri (St. 5)	1.11	0.020
S. filicinum	0.83	0.014
S. patens	0.61	0.023
S. muticum	0.59	0.028
S. macrocarpum	0.36	0.046

考えられる種は，その葉状部・仮根部の発達においても両種の中間的な性質を有していた。今回観察されたホンダワラ類の初期成長期の葉状部，仮根部の発達の特性の違いには，このような各種の生態的な特性の違いが反映されているように思われる。

なおシダモクに関しては，アカモクとほぼ同一の形態でありながら，アカモクの円筒型に対し球形の気胞を有すること，アカモクが雌雄異株なのに対し同株であること等から別種とされてきた（沢田, 1955；吉田, 1998）。しかし，気胞の形状は両種の間で連続的に変化すること（奥田, 1990），雌雄同株のアカモクが発見されたこと（奥田, 1987），アカモクの雌性個体とシダモクの間で交配が可能なことから（水谷，奥田, 1992），両種を分けることには疑義も持たれている．今回得られた，シダモクの初期成長特性は，特に春に成熟するアカモクのSt.5個体群に極めて似ていることから，両者は生理的にも近似した性質を持つことが示唆されたが，シダモクの方が，高光量下における葉状部の発達がより著しい傾向があった。近年瀬戸内海を中心に，アカモクに代わりシダモクの分布が拡大しつつある（奥田，私信）とされるが，今後，初期成長等生理生態学的特性におけるアカモクとの詳細な比較が必要と思われる。

3－2　茎伸長に及ぼす光周期・温度の影響

アカモクにおいては，初期成長期の後，成長点から連続的に形成されていた初期葉の間に徐々に間隔があいていき，「茎」として認められるようになる（寺脇ら, 1983）。茎はやがて急速な伸長を開始し，藻体が垂直的に立ち上がる伸長期に移行する。伸長期においては，伸長する茎に沿って側枝も形成されていくため，藻体容量は急速に大きくなり，これらが各個体で同調して起こる結果，群落は海中林としての様相を呈するようになる。

アカモクの茎の分化・伸長においては，光周期が重要な役割を果たしているとされる（Uchida, 1993）。Uchidaは，室内培養下の春季に成熟するアカモクにおいて，9hL-15hD条件下では茎が分化し伸長が開始されるが，15hL-9hD条件下では初期葉が連続的に形成されるのみで，茎の伸長は開始されないことを観察した。従って秋から冬にかけての日長時間の短日への移行が，春に成熟するアカモクの茎伸長の開始の引き金となっていると推測している。

第2章で，春季に成熟する広島湾の湾口部のアカモク個体群が伸長期に移行するのは10-11月の秋季であることを観察した。従ってその時期は，短日条件下で茎が伸長するというUchidaの推測と符合する。しかし，秋から冬に成熟する湾奥の個体群においては，日長時間の長い夏季の間に初期成長期から伸長期への移行が起こっていることも第2章で明らかになった。従って，生活史の異なるアカモク個体群においては，茎の伸長に関する光周期への反応性が互いに異なっている可能性がある。

また，やはり第2章で明らかになったように，伸長期を夏季に迎える場合と秋季に迎える場合とでは，日長時間だけでなくその水温環境にも大きな違いがある。従って生活史の異なるアカモク個体群において，茎の伸長と水温との関係についても違いがあるかどうか検討する必要がある

本節においては，アカモクの茎の伸長と光周期及び水温との関係について，培養庫及び屋外育成施設における培養により明らかにし，生活史の異なるアカモク個体群間で伸長期における環境要因への反応性が異なるかどうか検証を行う。

材料と方法

本節においては，培養庫内で幼胚から育てた種苗，もしくは生育地から採取してきた天然の藻体を実験に用いた。両者を区別するため，それぞれの実験材料を，幼胚から育てた場合「種苗」，また天然の藻体を材料として使用する場合「藻体」と呼称する。また，本節においては，藻体の全長もしくは茎長を測定指標とした。全長は付着器の最下部から，葉もしくは側枝を茎に沿って上方に伸ばした最高到達点までの長さを指す（Fig. 18）。一方，茎長は付着器と茎の境界から，茎先端部の成長点までの長さとした（Fig. 18）。一般的に，伸長期に移行した直後の茎が比較的短い場合は，全長は葉の長さの影響を受ける。しかし，茎が中途で切断され代わりに側枝が伸長しない限り，アカモクにおける全長の増加はほぼ茎長の増加に等しく，十分に大きくなったアカモクの全長と茎長はほぼ等しいと考えられる（Fig. 18）。本節では，比較的小さい藻体で行われた培養庫内の実験では茎長を，また藻体が比較的大きく成長する屋外水槽での実験では全長を，それぞれ測定指標とした。

室内培養による光周期と茎伸長との関係の解明

実験材料として，秋から冬に成熟する個体群としてSt.1（大野）及びSt.7（柳井）の，また春季に成熟する個体群としてSt.5（屋代島伊保田）及びSt.8（平郡）の幼胚を用いた（Fig. 7）。

St.1，St.7においては，1999年12月にそれぞれの場所から生殖器床を有した雌雄数個体を採集し，別々の

海水かけ流し式屋外水槽（2t）中にて培養した。水槽中にて，放卵，受精させ，St.1の母藻からは2000年1月8日に，St.7の母藻からは同年1月10日に幼胚を採取した。生殖器床から落下した幼胚を，パスツールピペットを用いて滅菌海水中で洗浄しながら，培養容器内に単離した。St.5，St.8においては，1999年4月に母藻を採集し，上記と同様の手法により，5月2日にSt.5種苗を，5月25日にSt.8種苗を単離した。単離時のそれぞれの幼胚のサイズをTable 23に示す。単離直後の幼胚の培養容器として組織培養用の24穴プレートを用い，各穴中（2mL培地）に1個体ずつ隔離して直ちに培養庫内に移した。

培地には50%濃度のPESI添加海水培地を用いた。5台の培養庫を用い，8hL-16hDから2時間おきに16hL-8hDまで5段階の光周期条件を設定した。光源は白色蛍光灯を用いて培養容器表面で100 $\mu Em^{-2}s^{-1}$の光量になるようにし，温度は20℃に統一した。

実験開始後，培地交換はほぼ1週間に1回行った。幼胚は培養を開始して2-3週間後には，初期葉2-3枚，全長1cm程度の幼体になった。この頃，プレートからガラス製の50mL容円筒型培養器（直径4.5cm，高さ5cm）に移し，さらに2-3週間後には500mL容の三角フラスコに移植して通気培養を開始した。その時の初期葉数は，どの光周期条件においてもおおむね5-6枚で，茎の伸長はまだ見られていなかった。

通気開始後，茎の伸長の確認された個体について，定期的に茎長を測定した。実験は通気開始してから125日（St.1，St.7種苗），70-80日（St.5，St.8種苗）後まで行った。実験終了後の各光周期条件下における茎長について，クラスカル－ウオリスの手法により，各条件間の差異を検定した。

Table 23. Size of *S. horneri* embryos used in the culture experiment of the photoperiodic response in stem elongetion

Site	Isolation date	Length (μm)	Width (μm)
St. 5	May 2 1999	355± 29	273± 23
St. 8	May 25 1999	307± 19	231± 21
St. 1	Jan. 8 2000	271± 27	218± 17
St. 7	Jan. 10 2000	239± 30	202± 24

屋外水槽における日長と藻体の伸長の関係の解明

屋外水槽における実験は1998年9月から1999年4月（シリーズⅠ）まで，及び2001年9月から2002年4月（シリーズⅡ）まで行った。シリーズⅠにおいては200Lの，シリーズⅡにおいては100Lの透明のアルテミア孵化用の円筒型水槽（ポリカーボネート製）を用いた。水槽には，瀬戸内海区水産研究所の施設内の砂ろ過槽から供給されるろ過海水を，電動ポンプにより200L水槽で毎分6L（43回転/日），100L水槽で毎分2.5L（36回転/日）供給し，水槽中央部の排水口からオーバーフローさせた（Fig. 24）．また，透明な水槽をそのまま使用した場合，実験用藻体に強光阻害が起こると考えられたので，寒冷紗（遮光率50%）で作成したカバーで水槽部分を覆った。

実験材料については，シリーズⅠにはSt.1及びSt.5

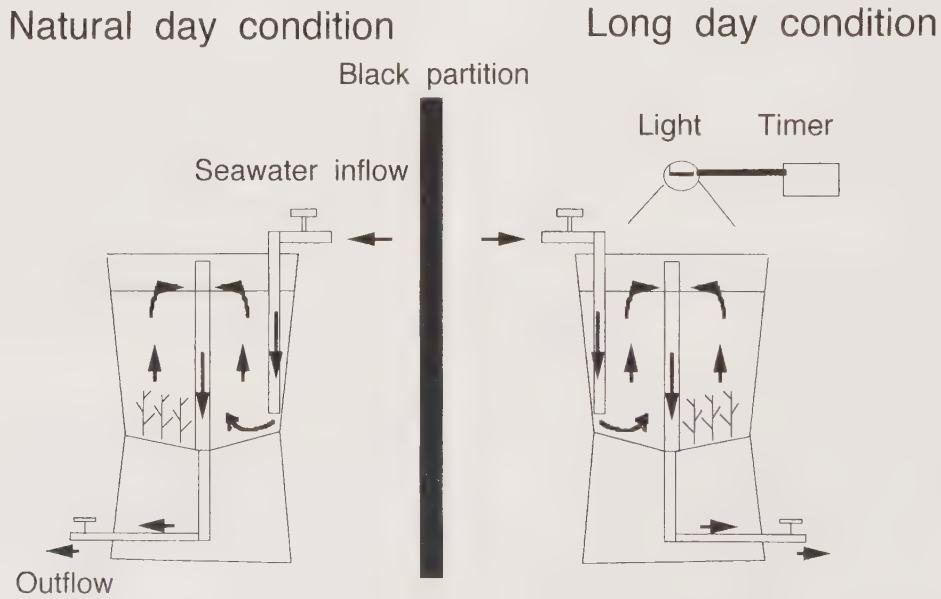


Fig. 24. The experimental system of the outdoor culture experiments on the effects of natural and artificial-long day conditions on the growth of *S. horneri* plants.

Table 24. Initial total and stem length of *S. horneri* plants used in the culture experiment under natural and long day conditions.

Series	Sampling sites	Maturation season	Start date of exp.	Total length (mm)	Stem length (mm)
I	St. 1	Autumn	Sep. 7 1998	101 ± 17	62 ± 18
	St. 5	Spring	Sep. 10 1998	57 ± 8	18 ± 4
II	St. 5	Spring	Sep. 22 2001	80 ± 15	38 ± 10
	St. 7	Autumn	Sep. 22 2001	100 ± 19	80 ± 24
	St. 8	Spring	Nov. 10 2001	77 ± 11	43 ± 10

の，またシリーズⅡにはSt.5，St.7，及びSt.8の計4つの生育地から採集した天然の藻体を用いた（Table 24）。いずれも実験開始直前1週間以内に生育地において藻体の全長が10cmに満たない個体を採集し，屋外水槽にて海水かけ流しで培養していたものである。PPロープに付着器付近を挟み込み，ロープを塩化ビニール製のパイプに通して錘とし，水槽中で実験に供した。実験を開始したのは，シリーズⅠは9月7日（St.1藻体），同10日（St.5藻体），シリーズⅡは9月22日（St.5及びSt.7藻体），11月10日（St.8藻体）であり，St.8藻体では開始が遅れた。実験開始時の各藻体の平均全長及び茎長をTable 24に示す。

用意した複数の実験水槽のうち，半数は対照実験用として自然光下（自然日長区）におき，半数は水槽の上部から500Wの屋外用照明（リフレクターランプ；日幸電子工業株式会社）を照射し（Fig. 24），人工的な長日条件（長日日長区）を作り出した。照明にはタイマーを接続し，シリーズⅠにおいては日没から2－3時間，シリーズⅡにおいては明方（5:00-6:30）と夕刻（17:00-19:30）に照射を行った。この照射により，実験期間を通じて水槽内の光条件が夏季の日長条件（14時間以上）に保たれるようにした。照明による光の供給は，水槽の底面中央部で100-150 $\mu Em^{-2}s^{-1}$程度であった。

それぞれの生育地の藻体を，それぞれの実験区についてシリーズⅠでは2個体，シリーズⅡでは4個体を供試した。実験開始後1－3週間おきに，藻体の全長を測定した。実験はアカモク藻体が成熟して枯死するまで，またはそれ以上の成長が望めないと思われるまで継続した。シリーズⅡにおいては，藻体が到達した最大全長について，自然日長区と長日日長区の結果間でウイルコクスンの検定を行った。

実験中の水温変化を水温自記記録計（Optic Stowaway Temp；Onset社製）で記録し，また自然日長区と長日日長区における光量子量の日間変動特性を，光量子測定システム（LI-193SA Spherical Quantum Sensor及びLI-1000 Data Logger；LI-COR社製）にて測定した。センサーは水槽の中央部の底面直上に設置した。

室内培養による温度と茎伸長との関係の解明

材料である幼胚を，St.5の母藻より2002年4月10日に，またSt.7の母藻より同年12月10日に，光周期の実験と同様の手法で単離した。その後の培養過程は光周期の実験と同様であったが，培養条件は12hL-12hD，20℃，100 $\mu Em^{-2}s^{-1}$に統一した。通気は単離後40-50日後に開始したが，球形フラスコ（2L容）に10個体程度ずつ入れ，茎が明瞭に形成されるまで2週間（St.5種苗），4週間（St.7種苗）上記培養条件下で前培養した。

前培養にて茎の形成を開始した藻体を用いて，茎伸長に及ぼす温度の影響の実験を行った。実験には16℃から28℃まで，4℃おきに4段階の温度条件に設定した多段温度式培養庫を使用した。1つの温度条件に，光源からの距離と寒冷しゃで作成したカバーにより，150 $\mu Em^{-2}s^{-1}$と20 $\mu Em^{-2}s^{-1}$の2つの光量条件を設定した。4段階の温度と2段階の光量により，8の実験条件を設定した。

1つの実験条件に2つの1L容球形フラスコを用い，1つのフラスコに3個体ずつアカモク藻体を入れ，通気した。16，20，24℃の条件下においては，前培養から引き続き実験を開始したが，28℃の条件下においては別の培養庫内で24℃で3日間温度馴化を行ってから実験を開始した。従って，28℃条件では他の温度条件に比べ，実験の開始は3日遅れ，実験開始時のサイズも異なっている。実験開始時（28℃では温度馴化直前）の藻体の平均サイズは，St.5，St.7の種苗とも全長30mm，茎長5－6mm，湿重量は0.06-0.11g程度であった。

実験開始後1週間おきに藻体の茎長，湿重量を測定した。得られた結果については，クラスカル－ウオリスの手法により温度条件間の結果の差異を検定し，シエッフェの手法により，各温度条件間の結果について多重比較を行った。

結 果

室内培養下における光周期と茎伸長との関係

各種苗の，5段階の光周期条件下での茎の伸長の様子をFig. 25に，またTable 25に実験終了時の各光周期条件下の平均茎長と標準偏差を示す。また実験終了時の各光周期条件のSt.8種苗の外観をFig. 26に示す。どの種苗においても，実験を開始して，50-60日後から茎の伸長が開始されたが，光周期への反応性は種苗間で大きく異なっていた。

秋季から冬季に成熟するSt.1種苗，St.7種苗の茎の伸長と光周期の関係はより不明瞭であり，どの条件下においても比較的順調な茎の伸長が観察された（Fig. 25）。St.1種苗においては14hL-10hD条件下で最も茎の伸長が速やかであり，12hL-12hD，10hL-14hD条件下と続き，16hL-8hD，8hL-16hD条件下においても比較的良好であった。また，St.7種苗においては，10hL-14hD，14hL-10hD条件下で最も早く，12hL-12hD，16hL-8hD条件下と続き，8hL-16hD条件が最も緩慢であった。クラスカル－ウオリスの検定の結果では，St.1種苗においては実験終了時の各光周期条件下での茎長の結果には有意な差が認められなかった（Table 25）。St.7種苗については，各光周期条件下での結果に有意な差が検出されたが（$p<0.05$）が，8hL-16hD条件の結果を除外して検定を行ったところ，各条件間に有意差は検出されなかった。

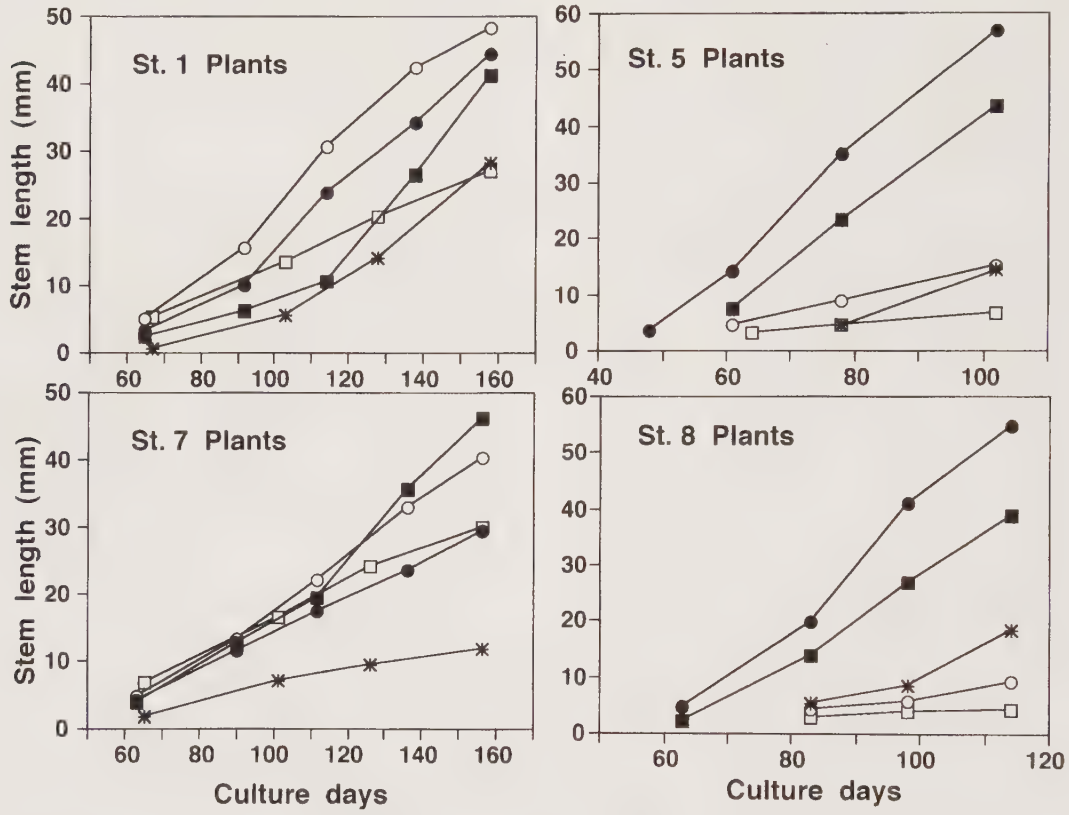


Fig. 25. Stem elongation of *S. horneri* plants cultured under 5 photoperiod regimes at 20℃, 100 μ Em^{-2}s^{-1}. 8hL-16hD (＊), 10hL-14hD (■), 12hL-12hD (●), 14hL-10hD (○), 16hL-8hD (□)

Table 25. Stem length (mm) of *S. horneri* plants from 4 populations cultured under 5 photoperiod regimes and results of Kruskal-Wallis test (KW). ＊ ($p<0.05$), n. s. (non-significant)

Population	8hL-16hD	10hL-14hD	12hL-12hD	14hL-10hD	16hL-8hD	KW
St. 5	14.4± 6.8	43.3±7.8	56.7±10.2	15.2±10.7	6.8 ± 1.1	＊
St. 8	18.2± 8.3	38.8± 5.5	54.7±17.1	9.3 ± 1.8	4.3± 1.7	＊
St. 1	28.1±14.4	41.2± 15.2	44.3±15.1	48.2±15.2	27.0±14.1	n.s.
St. 7	11.9± 8.1	46.3± 11.9	29.6±13.9	40.3±16.3	29.9±13.2	＊

Fig. 26. The St. 5 plants at the end of the culture experiments (after 80 days from the start of embryo culture) having been cultured under different photoperiod conditions. Bars indicate 2cm. a ; 8hL-16hD, b ; 10hL-14hD, c ; 12hL-12hD, d ; 14hL-10hD, e ; 16hL-8hD.

一方，春季に成熟するSt.5種苗，及びSt.8種苗においては，12hL-12hD及び10hL-14hD条件下で最も早く茎が形成され，また形成後の伸長も速やかであった。特に12hL-12hD条件下では実験開始後100-110日後に，平均茎長で5 cm以上に到達した。一方，その他の光周期条件下では茎の形成は遅れた。特に16hL-8hD，及び14hL-10hD条件下での茎の伸長は極めて緩慢であった（Fig. 25, 26）。クラスカル－ウオリスの検定を行ったところ，実験終了時の各光周期条件下での結果には，有意な差（$p<0.05$）が検出された（Table 25）。

屋外水槽における日長と藻体の伸長の関係

実験シリーズⅠ（1998年9月-1999年4月）及びシリーズⅡ（2001年9月-2002年4月）の実験水槽における実験中の水温変動，及び自然日長区と長日日長区における日長時間の季節変化をFig. 27に示す。水温は，シリーズⅠ及びシリーズⅡとも9月に25-26℃の最高値，2月に10-11℃の最低値を記録した。自然日長区と長日日長区の間に水温の差異は無く，照明による水温への影響はほとんど無かった。また長日日長区の実験期間中の日長時間は14時間-14時間30分（シリーズⅠ），14時間30分（シリーズⅡ）であり，一方，自然日長は実験開始時の9月初旬でおよそ13時間，12月下旬には最も短く10時間以下であった（Fig. 27）。シリーズⅡの2002年1月26日における，自然日長区及び長日日長区の水槽中の光量子量の日間変動をFig. 28に示す。長日日長区においては，明方（5:00-6:30）及び夕刻（17:00-19:30）の照明による光の照射量は水槽の底面中央部で100-150 $\mu Em^{-2}s^{-1}$で，実験に用いたアカモクの生育にとって十分な光量であり，人工的に作り出した日長時間として有効であったと考えられた。

自然日長区及び長日日長区における各生育地の各藻

体の全長の変化，及び成熟の開始日を Figs. 29-33に示す。成熟については，各個体が生殖器床の形成を開始した時点を図中に矢印で表してある。また各実験区において藻体の到達した最大長の平均を Table 26に示す。

シリーズⅠの St.1藻体（Fig. 29）は，自然日長区，長日日長区のどちらにおいても10月に入ってから，急速に全長が増加し始めた。その際の水温は23-24℃（10月中旬の平均水温）であった。藻体は11月下旬-12月初旬に90-120cm に達し，生殖器床の形成はどちらの実験区においても12月中旬に観察された。実験藻体は１月に入ると急速に枯死した。St.5藻体（Fig. 30）においては，長日日長区の供試個体は実験期間を通じてほとんど伸長せず，実験終了時にも全長10cm に満た

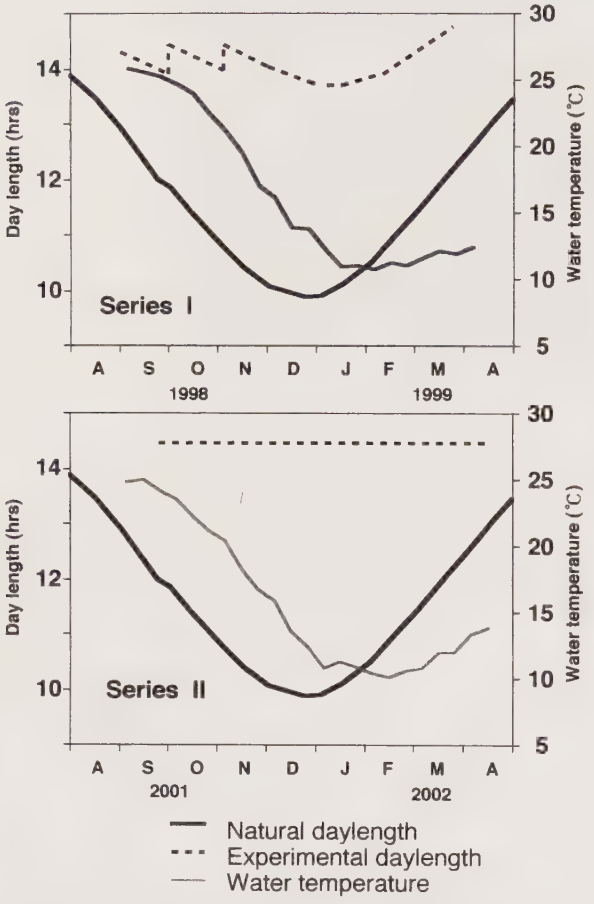


Fig. 27. Day length (hrs) of natural day and artificial-long day conditions and water temperature in the experimental tanks.

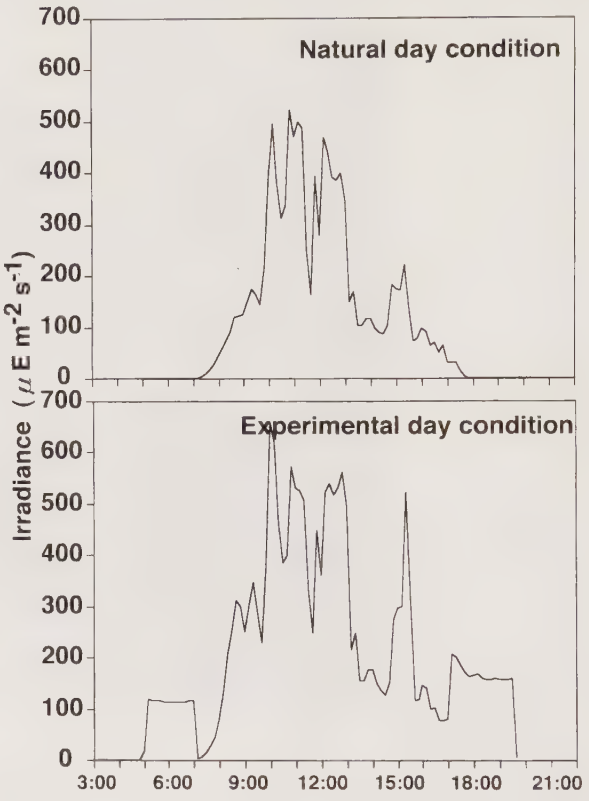


Fig. 28. Daily changes of irradiance in the experimental tanks of natural day and artificial-long day conditions. Data was taken on 26th Jan. 2002.

Table 26. Average of the maximum plant length (cm) attained under the natural day and experimental long day conditions and the result of Wilcoxon test. **(p<0.01), n.s. (non-significant)

	Plant	n	Average of the maximum plant length (cm) Natural day	Long day	Result of Wilcoxon
Series I	St. 1	2	108.8	109.2	–
	St. 5	2	59.3	9.2	–
Series II	St. 7	4	58.6	56.5	n. s.
	St. 5	4	61.9	19.5	**
	St. 8	4	91.8	52.6	**

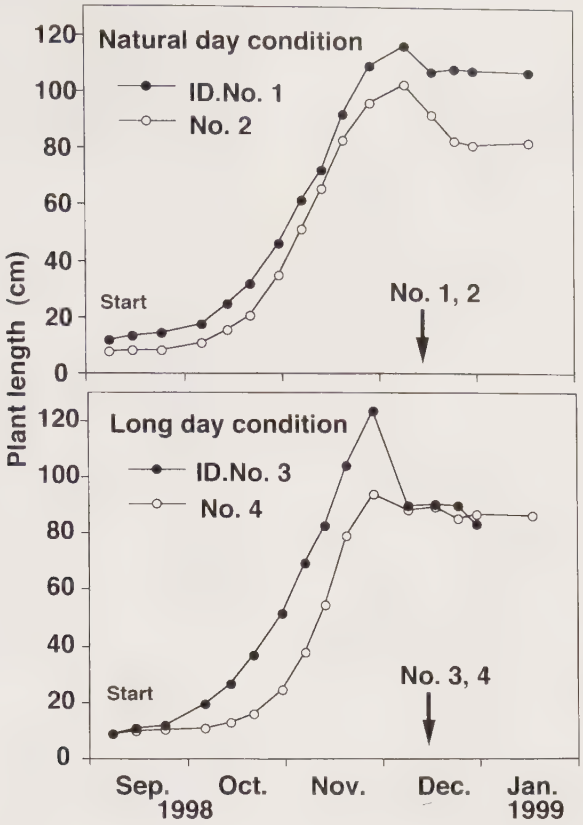


Fig. 29. Growth of the St. 1 plants under the natural and artificial-long day conditions in the Series I. Arrows indicate receptacle formation of each individual plant.

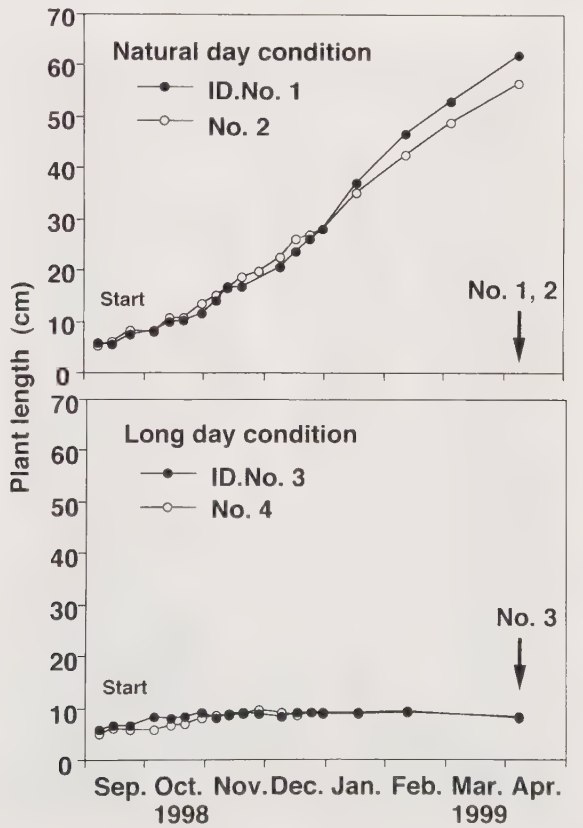


Fig. 30. Growth of the St. 5 plants under the natural and artificial-long day conditions in the Series I. Arrows indicate receptacle formation of each individual plant.

なかった。一方，自然日長区においては実験開始時より一定の伸長が見られた。4月の実験終了時には，全長60cm 程度に成長し，2個体とも生殖器床を形成していた。一方，長日日長区においては，同じく4月に1個体のみ生殖器床の形成が観察されたが，その時の全長は8 cm であった。

シリーズⅡにおいては9月22日（St.5及び St.7藻体），及び11月10日（St.8藻体）に実験が開始された。St.7藻体（Fig. 31）においては，個体間のばらつきが大きかったが，特に水温が22-23℃になる10月中旬から，自然日長区，長日日長区とも全長が顕著に増加した。最大長に達した時期には，個体により11月下旬から2月までと幅があり，到達した最大長も50-80cm と幅があったが，平均は自然日長区58.6cm，長日日長区56.5cm であり，ウイルコクスンの検定の結果では，両結果間に有意な差は無かった（Table 26）。生殖器床の形成は，自然日長区においては全個体が1月下旬に，また長日日長区では2個体は12月中旬に，また2個体は1月初旬に観察された。

St.5藻体（Fig. 32）においては，シリーズⅠの結果と同様，自然日長区においては，11月下旬から伸長を開始し，3-4月に最大長に達した。最大長は個体間のばらつきが大きく，45-80cm（平均62.0cm）であった。長日日長区においてもシリーズⅠの結果と同様に，実験期間を通じてほとんど藻体の伸長が見られなかった。実験終了時の自然日長区，長日日長区の藻体の外観を Fig. 34に示す。伸長は見られなかったものの，シリーズⅡにおいては，長日日長区の全ての個体が自然日長区より生殖器床を早期に形成した。すなわち自然日長区においては，2個体が3月中旬，2個体が4月初旬に成熟したのに対し，長日日長区では1個体が1月下旬に，3個体が2月初旬に生殖器床を形成した（Fig. 32）。

実験開始が11月下旬と遅れた St.8藻体については，長日日長区においても伸長が観察された（Fig. 33）。しかし，自然日長区が冬季も伸長を続け，3-4月に最大長に達したのに対し，長日日長区は2月初旬で伸長は停止した。両実験区の最大長については，有意な差があった（$p<0.05$，Table 26）。自然日長区においては，3月中旬に1個体，4月初旬に3個体で成熟が確認されたが，長日日長区においては，全ての個体で1月中に成熟が確認された（Fig. 33）。

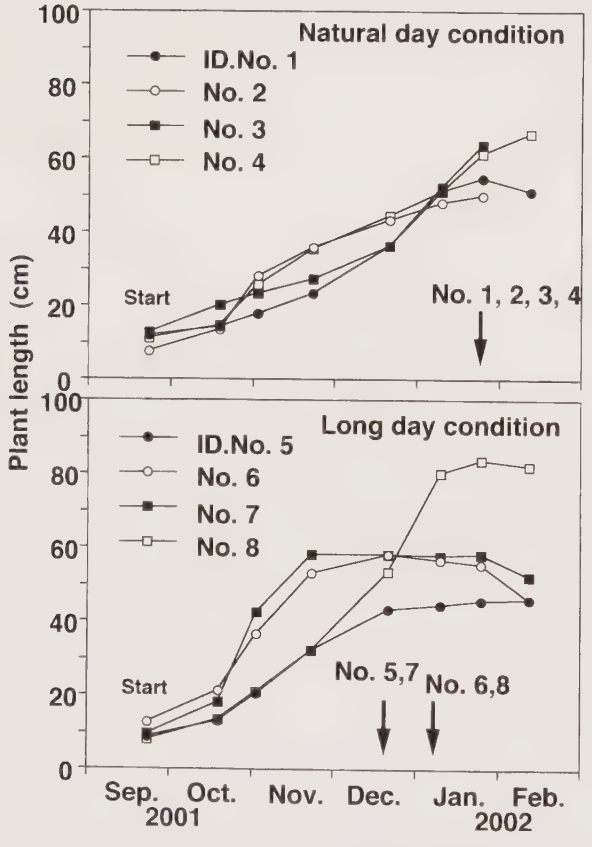


Fig. 31. Growth of the St. 7 plants under the natural and artificial-long day conditions in the Series II. Arrows indicate receptacle formation of each individual plant.

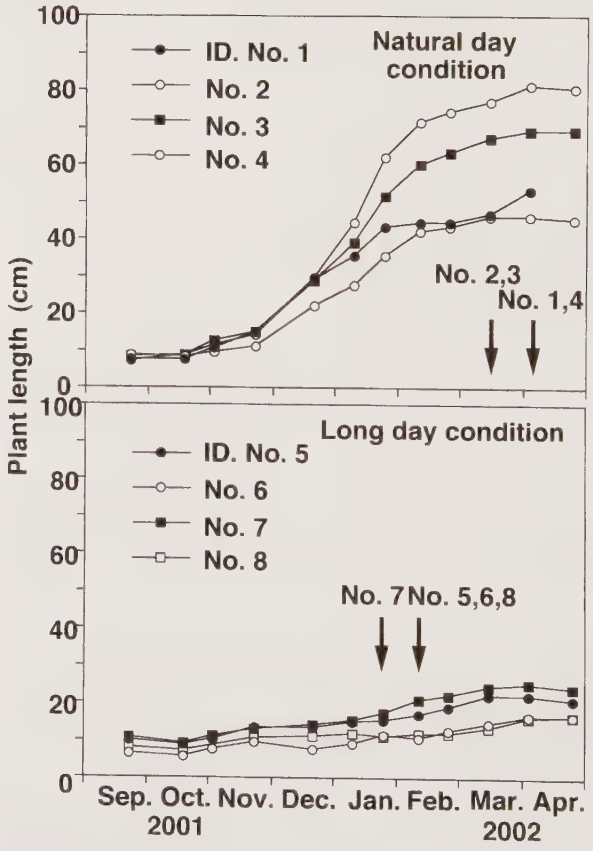


Fig. 32. Growth of the St. 5 plants under the natural and artificial-long day conditions in the Series II. Arrows indicate receptacle formation of each individual plant.

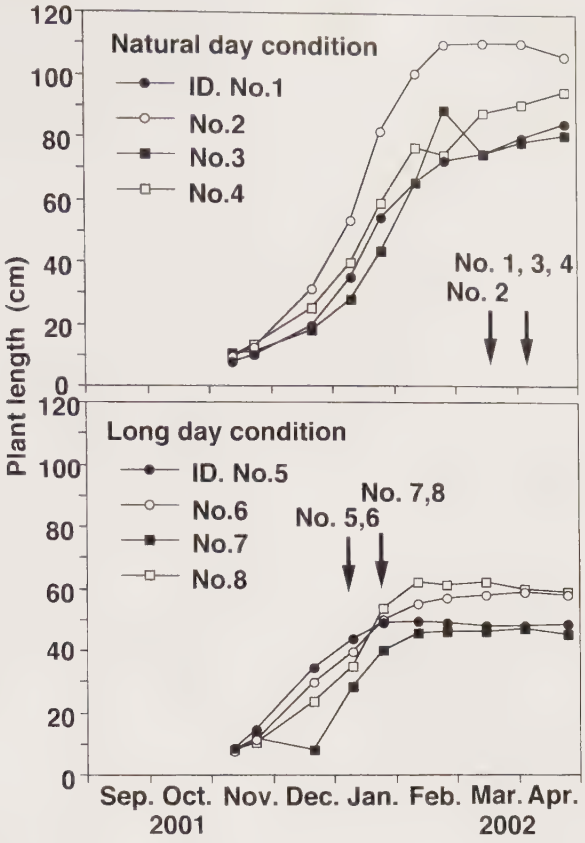


Fig. 33. Growth of the St. 8 plants under the natural and artificial-long day conditions in the Series II. Arrows indicate receptacle formation of each individual plant.

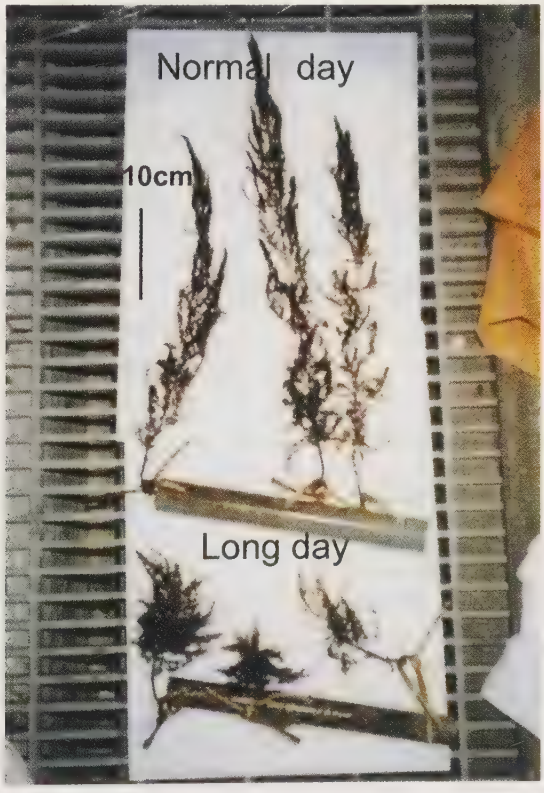


Fig. 34. The St. 5 plants cultured in the outdoortanks under the natural (upper three plants) and the artificial-long day condition (lower three plants) in January 2002.

室内培養下における水温と茎伸長との関係

4段階の温度条件下における，St.5種苗及びSt.7種苗の茎長の変化をFig. 35に，また藻体重量の変化をFig. 36に示す。

光量150 μ Em^{-2}s^{-1}下におけるSt.5種苗の茎伸長（Fig. 35）は，24℃，20℃，16℃において，ほとんど同様の結果を示した。実験終了時（実験開始後35日経過）における供使個体の平均の茎の長さは43-46mmであり，どの結果の組み合わせにおいても有意な差は見出せなかった。28℃下では伸長は見られたものの，他の温度条件下での結果と比較して低調であり，実験を開始して3週間後にはほとんど伸長を停止した。光量150 μ Em^{-2}s^{-1}下における藻体重量（Fig. 36）の増加は，20℃下で最も良好であったが，温度条件間において有為な差は検出できなかった。一方光量20 μ Em^{-2}s^{-1}下においては，28℃条件下では実験開始2週間後から茎下部からの落葉が顕著になり，3週間目には全ての葉が無くなり，枯死した。また24℃下においても，3週目から落葉が認められ，1個体が枯死した。実験終了時の平均茎長は，24℃，20℃下の結果が16℃の結果を若干上回ったが，重量では16℃が最も良好で，24℃下における重量は実験開始時を下回った（Fig. 36）。

St.7種苗の光量150 μ Em^{-2}s^{-1}下における茎伸長の結果（Fig. 35）は，温度条件間の違いがSt.5種苗よりも明瞭に現れた。実験終了時（実験開始後30日経過）の平均茎長は24℃及び20℃下で良好であり，両温度下の結果には有意差は無かった。しかし，16℃下の結果においては，24℃，20℃下の結果と有意差があった（$p<0.05$）。一方，藻体重量（Fig. 36）については，28℃下では2週間後から落葉が開始され，実験終了時の重量は開始時より小さくなった。また比較的順調な増加を見せていた24℃下の藻体においても，3週間以降に落葉が観察された。一方，光量20 μ Em^{-2}s^{-1}下においては，St.5種苗と同様に，3週間後に28℃下の個体は全て枯死した。24℃，20℃下においても落葉が進行し，実験終了時には茎のみが残存して，藻体重量は開始時を大きく下回った。16℃下の藻体のみ，健全な外観が保たれ，茎長・重量とも漸増した（Fig. 36）。

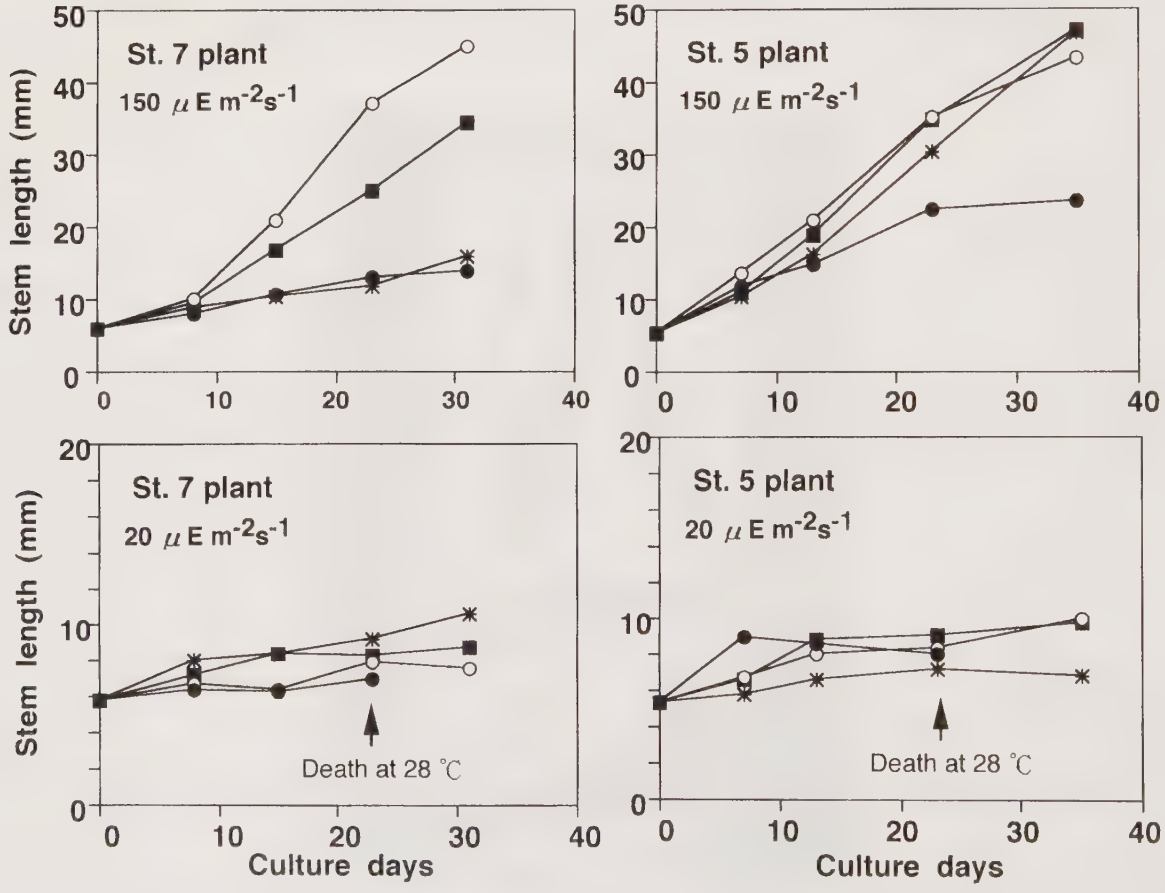


Fig. 35. Change in the stem length of *S. horneri* plants cultured under the four temperature conditions. 28℃ (●), 24℃ (○), 20 ℃ (■), 16℃ (＊)

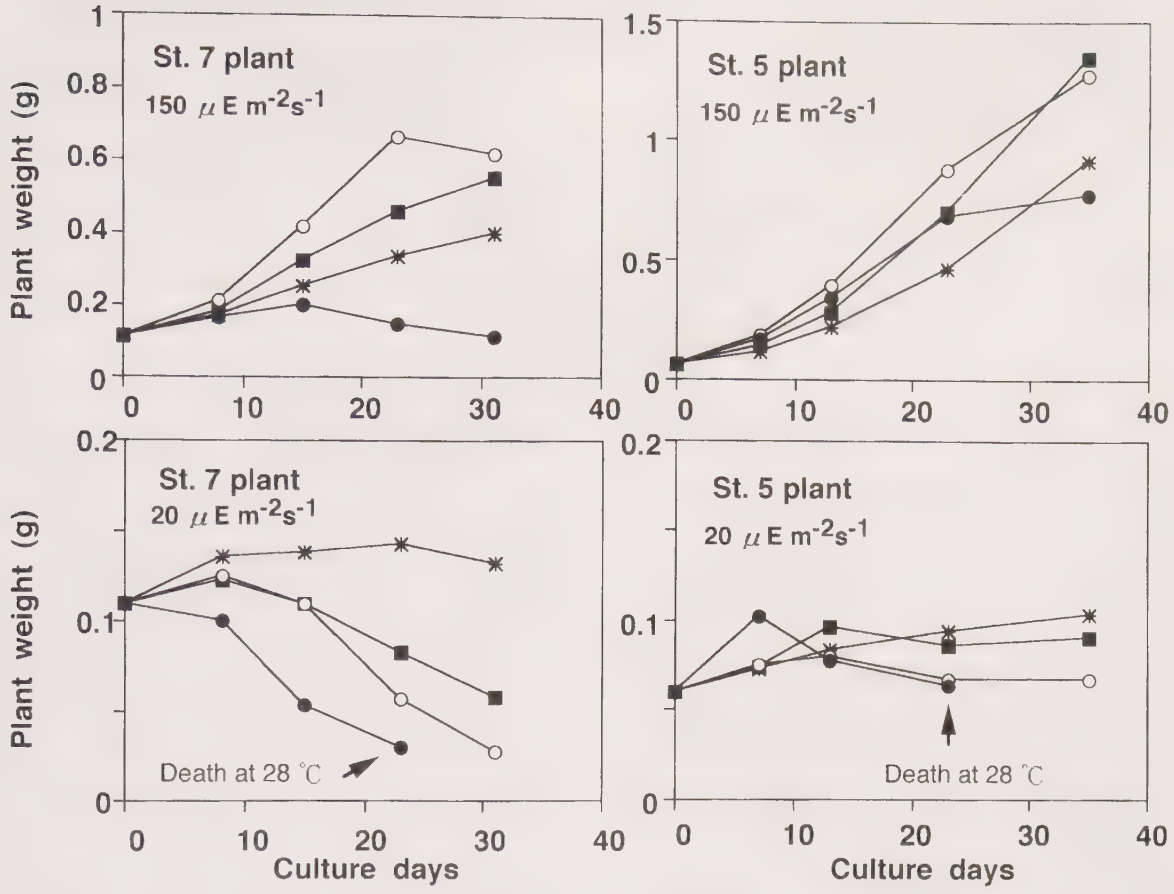


Fig. 36. Change in the weight of *S. horneri* plants cultured under the four temperature conditions in the early stem elongating stage. 28℃ (●), 24℃ (○), 20℃ (■), 16℃ (＊)

考　察

本研究において，生活史の異なるアカモク個体群の茎伸長における光周期への反応性には，個体群間で明瞭な違いがあることが明らかになった。室内培養下においては，秋に成熟するSt.1及びSt.7の個体群の種苗の，茎伸長と光周期との間には，明瞭な関係は認められなかった。一方，春に成熟するSt.5及びSt.8の個体群の種苗においては，12hL-12hD，10hL-14hD条件下で良好な茎の伸長を見せ，長日条件下では茎の伸長は大幅に抑制された。また，この室内実験の結果で観察された傾向は，屋外水槽における実験においても明らかに観察された。St.1及びSt.7の藻体は，自然日長区，及び照明により人工的に作り出した長日日長区のどちらにおいても，同様の伸長を示し，ほぼ同時期に成熟したが，St.5及びSt.8の藻体は，自然日長区においては伸長したが，長日日長区では伸長は抑制された。しかし，伸長は抑制されたのにも関わらず，成熟は促進され，本来の成熟期よりも早い時期に生殖器床の形成を開始した。

St.5及びSt.8のアカモクにおいて，長日条件下で茎の伸長が抑制された本研究結果は，Uchida (1993)，Uchida and Arima(1993)の報告と合致する。しかし，Uchida等においては，光周期条件として15hL-9hD及び9hL-15hDの2条件のみしか設定されておらず，茎伸長の閾となる光周期については不明であった。今回の実験より，St.5及びSt.8のアカモクにおいては，14hL-10hDと12hL-12hDの間の光周期に，茎伸長の開始の「引き金」となる閾があることが示唆された。Uchida等はその培養の結果より，天然の個体群においても秋の日長時間の変化，すなわち短日条件への移行が，アカモクの伸長を引き起こしていると推測している (1993)。本研究の春季に成熟するSt.5及びSt.8の個体群においては，第2章における現場調査と合わせ，Uchidaの推測を支持する結果になった　一方，秋季から冬季に成熟するSt.1及びSt.7の個体群においては，茎伸長は短日条件下でも長日条件下でも起こるが，これは第2章において観察した夏季の間に茎の伸長が起こるSt.7の個体群の季節的成長に矛盾しない結果である

屋外水槽でのシリーズⅡの実験において，St.8のアカモクは長日条件下においても伸長し，St.5のアカモクに見られたような「完全な抑制」は観察できなかった。しかし，St.8の藻体を用いた実験が開始されたのは，季節的に遅れた11月に入ってからであり，すでに日長時間がかなり短縮されていた。本実験では天然の藻体を用いており，実験開始時には10cm に満たなかった供使藻体においても，生育地においてすでに茎伸長が「誘導」されていた可能性が大きい。Uchida(1993)も，一度9hL-15hD 条件下で茎の伸長を開始した藻体は，15hL-9hD 条件下に戻して伸長し続けた，と報告している。St.8の長日日長区の藻体の伸長は，自然日長区と比較して早目に停止し，結果的に両日長区の藻体の全長には有意差があったが，長日条件により茎の伸長が停止したのではなく，成熟が早目に誘導され生殖器床の形成へエネルギーの配分が転換した結果だと思われる。

多くの海藻類において，形態形成，特に直立体の形成が光周期により制御される例が報告されている(Dring, 1988；Lüning and tom Dieck, 1989)。コンブ科の *Laminaria hyperborea* では，日長時間が12時間より短い短日条件下で新しい葉状部が形成され，13時間以上の日長条件下では形成されないことが報告されている（Lüning, 1986)。ホンダワラ類ではタマハハキモク（Uchida *et al*., 1991；Hwang and Dring, 2002)，ヒジキ（Park *et al*., 1995）もアカモクと同様短日条件下で主枝の形成・伸長が起こることが報告されている。このような「光周性」は，季節的に変動する環境要因への適応である（Lüning and tom Dieck, 1989）とされ，Uchida（1993）は秋から冬にかけて低下する自然光のエネルギーの補償作用として，藻体を伸長させ受光量を大きくしている，と推測している。今回，春季に成熟する St.5及び St.8のアカモクの茎の伸長においては，このような「光周性」の反応が観察されたが，秋季から冬季に成熟する St.1及び St.7のアカモクにおいては，茎の伸長は光周期の変化に対し，より自律性を有していた。

海藻類の光周性反応が陸上植物のものと同様の機構によるものであるのか，様々な議論がなされている。短日条件下で促進するタマハハキモクの主枝形成においては，暗期中に night-break を与えることにより，直立部の伸長は阻害されたと報告され，光受容の機構についての解明が今後の課題とされている（Hwang and Dring, 2002)。今回のアカモク個体群間での結果の違いは，光周期への反応に種内変異があることが発見された海藻類では始めての例であり，光周性の研究素材としても興味深い対象になると思われる。

一方，水温の変化も海藻類の生活史に影響を及ぼす重要な要因である。ホンダワラ類については，梅崎（1985）が若狭湾における自らの生態研究及び日本各地における既往の知見より，暖海(沖縄)，温帯，寒海(北海道）の海域ごとにホンダワラ類の主枝の伸長と水温の関係について考察した　そして，暖海においては20-22.5℃，温帯は10-22℃，寒海は7.0-15.0℃の水温の時期がホンダワラ類の主枝の伸長時期にあたるとした。これによると，どの地域においても水温の年間変動の幅に比して主枝伸長期における水温の変動幅は狭く，特に暖海における高水温期，寒海における低水温期には，主枝の伸長は起こっていない。我が国沿岸域におけるアカモクの分布は広く，北は北海道忍路湾(丸伊ら，1981）から南は鹿児島湾（寺脇ら，1983）に至るまで各地で生態学的な研究がなされているが，水温の下降期，上昇期の違いはあるものの，おおむね20℃以下の水温の時期に急速な藻体の伸長が観察されている（丸伊ら，1981；寺脇ら，1983；Umezaki, 1984a；寺脇，1986；谷口，山田，1988)。

今回，培養庫内の様々な温度下で培養した結果においては，春季に成熟する St.5の種苗が16-24℃の温度下で茎の伸長はいずれも速やかであった。従って20-25℃に好適温度があった本章１節の初期成長期と比較して，好適温度の幅がより低温側に広くなる傾向が観察された。一方，秋季に成熟する St.7の種苗においては24℃で最も速やかであった。St.5，St.7いずれの種苗も夏季の生育地の水温に近い24 ℃下で，茎の伸長は順調に行われた　2－3節において，St.7のアカモクは夏季の間に茎の伸長を開始することが明らかになったが，秋季から伸長を開始する St.5のアカモクにおいても，水温が必ずしも夏季の間の成長の抑制要因ではないことは明らかである。しかし，両種苗において，28℃下ではいずれも茎の伸長は抑えられた。前章の結果より，St.1（大野：広島湾奥部）と St.7（柳井）のアカモク個体群は本来同等の成長パターンを有していながら，天然の生育地においては夏季における成長の様子が異なり，St.1の夏季の成長は抑制気味であった。St.1の夏季の水温は28℃付近まで上昇するのに対し，St.7は24-25℃であった。本節の茎伸長と温度の関係の実験結果から，局所的な高水温環境が St.1におけるアカモクの夏季の伸長を抑制している可能性が裏付けられた。

今回の結果から，温度の影響は，光条件の違いにより異なることがより明らかになった。低光量下（20 $\mu Em^{-2}s^{-1}$）ではいずれの種苗も28℃で枯死，24℃では落葉が進行し，茎の伸長は停止した　設定した20 $\mu Em^{-2}s^{-1}$の光量では，おそらく光量自体が制限要因と

なり，必ずしも温度条件間の差異が明瞭に現れなかったものの，茎伸長に対する好適温度が，光が十分な場合（150 $\mu Em^{-2}s^{-1}$）と比較して低下する傾向は観察された。

前述の *Laminaria hyperborea* においては，短日条件下にあっても，高水温（15℃）においては新葉状部の形成は起こらず，藻体の衰退の兆候が現れた。これは実験の設定において藻体に供給した光量が低かったため，とされている（Lüning, 1986）．またコンブ属3種の配偶体の成熟においても，温度が高くなると成熟の進行により大きな光量を必要とすることが報告されている（Lüning, 1980）．本実験において観察された，異なる光量条件下における温度の影響の違いも，これらの例と似通った現象であると思われる

今回の培養実験に用いた藻体は，初期成長期を経て茎の伸長を開始したばかりの段階のものを用いた．藻体が伸長するにつれて，葉や枝が重なり合うようになってself-shadingが起こり，藻体全体における光の供給量が変わってくる可能性がある。従って，今回用いた藻体より大型の藻体を実験材料として用いた場合，温度の影響についてまた異なった結果が得られたと思われる。一般的に，藻体が伸長・肥大して大型化してくると，個体間や同一個体の部位間における光に対する競合関係が大きくなると思われる。従って，各地の天然群落における伸長期が，おおむね水温20℃以下の比較的低水温の季節にあることに関しては，藻体もしくは群落全体において，利用できる光量の変化の面から考察できると思われる。このような点において，水温は茎伸長の「引き金」的な要因ではなく，その生理的プロセスが進行する上で，好適な条件に充足される必要のあるprimary factor（Lüning and tom Dieck, 1989）である，と考えられる。

今回の結果から，春季に成熟するアカモクの茎伸長においては，光周期により制御されているが，秋季に成熟するアカモクにおいては，より自律していることが明らかになった。このことが茎の伸長がより早期（夏季）に始まり，秋季に十分な体長に達する最大の要因であろう。また，長日条件下に置かれた春季に成熟するアカモクの種苗においては，茎の伸長が不十分なのにも関わらず，生殖器床の形成が促進された。生殖器床の形成開始と，光周期・水温との関係については，室内培養の手法により次節にて明らかにする。

3－3　生殖器床形成に及ぼす光周期・温度の影響

藻体の全長が年間最大になる頃，アカモクは側枝上に生殖器床の形成を開始して，伸長期から成熟期に移行する。第2章において，藻体の大小により若干の時間的なずれはあるものの，個体群内においては生殖器床の形成はほぼ同調して起こることが明らかになった。この事実は，成熟の開始について何らかの要因が各個体に対して「引き金」的に作用していることを想起させる。

多くの海藻類において，日長や温度などが成熟開始の引き金になっていることが報告されている（中原, 1982；Dring, 1988；Lüning, 1988；Henry, 1988；Lüning and tom Dieck, 1989）。ホンダワラ類やヒバマタ目に属する他の種類においても，日長が成熟を誘導しているとされる例（Bird and McLachlan, 1976；Prince and O' Neal, 1979；Hales and Fletcher, 1990；Uchida *et al.*, 1991；Uchida 1993），ある温度レベルが成熟の引き金となっているとされる例（De Wreede, 1976；丸伊ら，1981；梅崎，1985），積算温度が関係しているとされる例（Deysher, 1984）など，成熟の開始に関わる環境要因については様々な例が報告されている。特に欧米諸国沿岸に移入されたタマハハキモクについては，様々な観点から調べられており，生殖器床の形成は温度条件に関わらず長日条件下で起こることが実験的に明らかにされる（Hales and Fletcher, 1990；Uchida *et al.*, 1991）一方で，生育地における平均水温が高いほど，成熟時期が早まるという報告もなされている（Deysher, 1984）。

Uchida（1993）による室内培養によるアカモクの生活環完結においては，20℃という定常温度下において，9hL-15hD条件下である程度のサイズに達した藻体を，15hL-9hD条件下に移してはじめて生殖器床が形成されている。前節の屋外水槽での実験においても，春季に成熟するアカモクは，人工的に作り出した長日条件下において藻体の伸長が見られなかったのにも関わらず，自然日長下よりも速やかに成熟を開始した。この結果はUchidaの報告を支持しているように思える。しかし天然の生育地においては，第2章における結果からも明らかなように，春季に成熟盛期を迎える個体群においても，比較的日長時間の短い冬季の間に生殖器床の形成は緩慢ながら始まっているし，また秋季から冬季に成熟する個体群においては，1年で最も日長時間の短い時期に成熟のピークを迎えている。特に春季に成熟するアカモクについては，これまでのところ実験下における成熟誘導の光周期条件と天然の成熟期における日長条件の間に齟齬があるように感じられる。しかしUchida等の培養においては，長日短日とも両極端の光周期条件のみ設定されているため，成熟の誘導の閾となる光周期があるのかどうかについては不明であった。

本節においては，室内培養下で細かい光周期条件を

設定して生殖器床の形成開始との関係を明らかにし，成熟時期の異なる個体群間でその反応性に違いがあるのかどうか検証する。また両個体群の成熟時期の水温はおおむね10-15℃であり，年間においてはむしろ水温の低い時期である。温度についても室内培養により生殖器床の形成との関係を調べ，それぞれの個体群の成熟期と水温環境との関係について考察を加えた。

材料と方法

本実験には，天然の藻体を用いた。秋から冬に成熟する個体群からの代表として，St.7（柳井）の個体群を，また春に成熟する個体群の代表としてSt.5（屋代島伊保田）の個体群を選んだ（Fig. 7）。毎年12月及び4月がSt.7及びSt.5の個体群の成熟の盛期であるので（第2章），St.7個体群においては，2002年9月24日（成熟3ヶ月前），及び11月21日（同1ヶ月前）に，またSt.5個体群においては2002年12月26日（成熟3ヶ月前），及び2003年1月30日（同2ヶ月前）に，生育地から実験用の藻体を採集した。生殖器床が形成されていないのを確認してから，茎部の頂端の成長点から5 cmを切り取り，付着物を除去し滅菌海水中で洗浄して直ちに実験に用いた。本文では，これ以降それぞれの個体群からの実験供試藻体をSt.7藻体，St.5藻体のように呼称する。

実験方法は前節の方法とほぼ同様であり，培養条件はTable 27に示した。光周期実験区においては，8hL-16hDから2時間おきに14hL-10hDまで設定した4台の培養庫を用いた。培養器には500mL容の三角フラスコを用い，培地には50%濃度のPESI添加海水培地を用い，通気を行った。光量は培養器表面で100 $\mu Em^{-2}s^{-1}$となるようにした。また温度実験区においては，前節と同様の多段温度式培養庫を用い，12hL-12hDの光周期下で，12℃，16℃，20℃，24℃の4段階の温度条件を設定した。各温度下において，光源からの距離と寒冷紗で作製したカバーにより150 $\mu Em^{-2}s^{-1}$及び20 $\mu Em^{-2}s^{-1}$の2段階の光量条件を設定した（Table 27）。500mL容の球形フラスコを用い，光周期実験区と同様の通気を行った。

実験に供試したアカモク個体数は，光周期実験区においては1条件に8個体ずつ，温度実験区においては，1条件に3個体ずつであった。開始後，1週間おきに培地の交換を行うとともに，生殖器床の形成を観察した。各枝の先端において，生殖器床の初期段階である棍棒状のふくらみを確認した時点で，生殖器床の形成が開始されたと判断した。実験は4週間で終了し，終了時において供試個体の全長，湿重量を測定した。

結　果

生殖器床の形成と光周期との関係

Fig. 37に，光周期実験区におけるSt.7及びSt.5個体群の実験供試藻体の生殖器床の保有率の変化を，またTable 28に実験開始時と終了時の平均全長及び湿重量を示す。

成熟3ヶ月前の9月に実験を開始したSt.7の藻体においては，全ての光周期条件下において，4週間後の実験終了時においても生殖器床の形成を開始したものは見られなかった。一方，実験中の藻体の成長は著しく，実験終了時には全長で実験開始時の5.0-8.6倍，重量で2.8-5.3倍になった。特に14hL-10hD条件下での成長が良好であった（Table 28）。一方，成熟1ヶ月前の11月に実験を開始した場合は，実験開始1週間後にして10hL-14hD及び12hL-12hD条件下で半数の藻体が生殖器床の形成を開始し，2週間後にはこれらの条件下における全ての藻体が生殖器床の形成を開始した。8hL-16hD及び14hL-10hD条件下における生殖器床形成の開始は若干遅れたが，4週間後

Table 27. Variables in the culture experiments on the effect of culture conditions to the receptacle formation of *S. horneri*

	Photoperiod variable	Temperature variable
Photoperiod	8hL-16hD, 10hL-14hD 12hL-12hD, 14hL-10hD	12hL-12hD
Irradiance ($\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$)	100	150, 20
Temperature (℃)	20	12, 16, 20, 24

Table 28. Length and weight of apical portion of *S. horneri* plants cultured for 4 weeks under 4 potoperiod conditions

Plant		Initial	After 4 weeks of culture			
			8hL-16hD	10hL-14hD	12hL-12hD	14hL-10hD
St.7 (Sep.)	Length (mm)	50	281	272	251	428
	Weight (g)	0.53	2.16	1.95	1.47	2.68
St.7 (Nov.)	Length (mm)	50	194	181	193	254
	Weight (g)	0.21	1.61	1.68	1.59	2.01
St.5 (Dec.)	Length (mm)	50	184	188	170	157
	Weight (g)	0.39	1.72	2.49	2.09	2.25
St.5 (Jan.)	Length (mm)	50	78	76	67	66
	Weight (g)	0.51	0.57	0.69	0.69	0.69

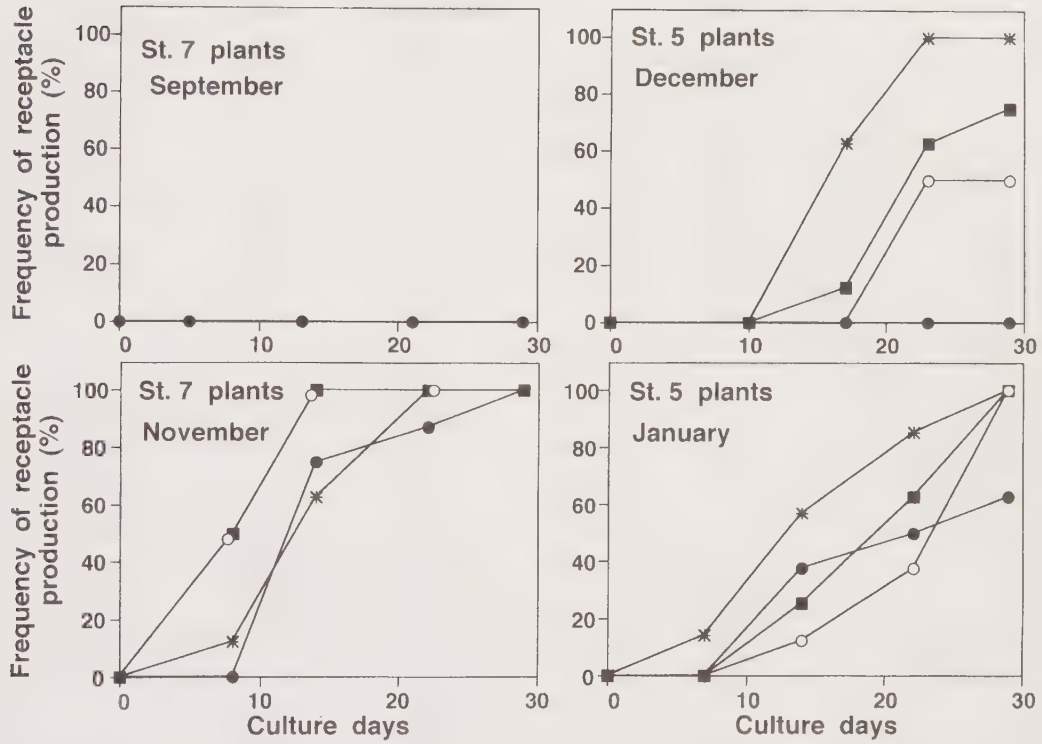


Fig. 37. Frequency of receptacle production in the cultured plants of *S. horneri* from St. 7 and St. 5 under the four photoperiod conditions. 8hL-16hD (●), 10 hL-14hD (○), 12hL-12hD (■), 14hL-10hD (＊)

の実験終了時にはやはり全ての藻体が生殖器床の形成を開始していた（Fig. 37）。藻体の実験期間中における成長は，9月に実験を開始した場合と比較して全長では3.1-4.0倍に過ぎなかったが，重量は生殖器床が形成されたのを反映し，6.8-8.8倍に増加した（Table 28）。

St.5の供試藻体においては，成熟3ヶ月前の12月下旬に実験を開始した場合，開始2週間後に14hL-10hD及び12hL-12hD条件下で生殖器床の形成を開始する個体が出現した。14hL-10hD条件下では特に進行が早く，3週間後には全ての個体が生殖器床を形成した。また12hL-12hD，10hL-14hD条件下においても半数以上の個体が3週間後には生殖器床を保有しており，4週間後の実験終了時には，それぞれ75%，50%の生殖器床保有率であった。8hL-12hD条件下では4週間後においても生殖器床の形成を開始する個体は出現しなかった（Fig. 37）。実験期間中の藻体の成長は全長で3.1-3.7倍，重量で4.2-6.3倍であり，条件間で大きな差異は見られなかった（Table 28）。一方，成熟盛期からおよそ2ヶ月前の1月末に実験を開始した

場合，全ての条件下で何らかの要因により培養中の藻体からの落葉が目立った。14hL-10hD 条件下では，実験中に1個体が枯死し，結果はこれを除いた7個体の平均としてある。実験開始1週間後に，14hL-10hD 条件下で生殖器床の形成を開始した個体が出現し，2週間後には8hL-16hD 条件も含めた全ての光周期条件下で生殖器床の形成が確認された。4週間後には，14hL-10hD，12hL-12hD，10hL-14hD 条件下の全ての個体が生殖器床を保有し，8hL-16hD 条件下においても62.5%の成熟率であった（Fig. 37）。実験期間中の成長については，全長で1.3-1.6倍，重量で1.2-1.4倍程度であった（Table 28）。

生殖器床の形成と温度との関係

Table 29に，温度実験区における実験終了時（4週間後）の各温度下における生殖器床の保有藻体数，及び実験開始時と終了時の平均全長を示す

9月に実験を開始したSt.7の藻体においては，光

Table 29. Number of mature plants within sustained plants after 4 weeks of culture under various temperature conditions and changese in plant length during the experiment. −: no date available

Plant	Irradiance (μE m^{-2} s^{-1})	Temp. (℃)	Initial plant number	Mature plant (Sustained plant)	Length (mm) Initial	Length (mm) After 4 weeks
St.7 (Sep.)	150	24	3	0 (3)	50	289
		20	3	0 (3)	50	340
		16	3	0 (3)	50	240
		12	3	0 (3)	50	249
	20	24	3	0 (0)	50	−
		20	3	0 (0)	50	−
		16	3	0 (3)	50	199
		12	3	0 (3)	50	149
St.7 (Nov.)	150	24	3	3 (3)	50	181
		20	3	3 (3)	50	172
		16	3	3 (3)	50	224
		12	3	3 (3)	50	240
	20	24	3	0 (3)	50	64
		20	3	1 (1)	50	65
		16	3	2 (3)	50	71
		12	3	2 (3)	50	66
St.5 (Dec.)	150	24	3	3 (3)	50	137
		20	3	3 (3)	50	151
		16	3	3 (3)	50	130
		12	3	2 (3)	50	110
	20	24	3	0 (0)	50	−
		20	3	0 (0)	50	−
		16	3	0 (3)	50	79
		12	3	1 (3)	50	75
St.5 (Jan.)	150	24	3	3 (3)	50	106
		20	3	3 (3)	50	104
		16	3	3 (3)	50	116
		12	3	3 (3)	50	100
	20	24	3	0 (0)	50	−
		20	3	0 (0)	50	−
		16	3	0 (0)	50	−
		12	3	1 (3)	50	64

周期実験区の結果と同様に，4週間後も生殖器床を形成する藻体は全ての条件下において現れなかった。光量150 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では，実験期間中に全長で4.8-6.8倍になり，水温との明瞭な関係は認められなかった（Table 29）。20 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では，20℃及び24℃において，供試した3藻体とも枯死したのに対し，16℃及び12℃においては3藻体とも生残し，全長でそれぞれ4.0，3.0倍増加した。一方，成熟1ヶ月前の11月に実験を開始した場合，150 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では，開始1週間後で全ての温度条件において生殖器床の形成を開始した藻体が出現し，実験終了時には全ての藻体が生殖器床を有していた。実験期間中の成長は全長で3.4-4.8倍であった。20 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下においては，20℃条件下において2藻体が枯死したが，生残した1藻体，及び16℃，12℃のそれぞれ3藻体のうち2藻体が生殖器床を形成した。24℃下のものは3藻体とも生残したが，生殖器床は形成しなかった（Table 29）。

一方St.5の藻体においては，成熟3ヶ月前の12月下旬に実験を開始した場合，150 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下で2週間後に12℃を除く全ての水温下で生殖器床の形成が確認され，4週間後には12℃下の1藻体を除く全ての藻体が生殖器床を保有していた（Table 29）。実験期間中に，藻体は全長で2.2-2.8倍になったが，温度条件間の差異は大きくはなかった。一方，20 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下においては，4週間後には20℃及び24℃条件下の個体は全て枯死した。16℃条件下の個体においては生殖器床を形成した個体は見られず，12℃条件下では1個体において生殖器床の形成が確認された。成熟盛期からおよそ2ヶ月前の1月末に実験を開始した場合，150 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下では2週間後には全ての温度条件下の個体が生殖器床の形成を開始していた。実験期間中の全長の増加は2.0-2.3倍であり，温度条件間で大きな差異は見られなかった。一方，20 $\mu Em^{-2}s^{-1}$下においては24℃，20℃，16℃下では4週間後までに全ての個体が枯死した。12℃下では，3個体とも生残し，1個体で生殖器床の形成が確認された（Table 29）。

考　察

本節の実験では，春季に成熟するSt.5の藻体の場合，前節（3-2節）の結果と同様に，長日条件が生殖器床の形成開始を早める傾向が観察された。成熟盛期の4月より3ヶ月程度早い12月下旬に採取した藻体を用いた実験では，14hL-10hD条件下で最も成熟の進行が早く，8hL-16hD条件下では成熟藻体は出現しなかった。この結果は，生殖器床は15hL-9hD条件下で形成され，9hL-15hD条件下では形成されなかったというUchida（1993）の報告と符合するように思えるしかし，12hL-12hD，10hL-14hD条件下でも半数以上の個体が成熟したことから，仮に光周期が成熟の「引き金」として作用しているとしても，その有効なrangeは比較的広いものと考えられる。光周期との関係は，本来の成熟期が近づいた時期の藻体ほど不明瞭になり，1月下旬に培養を開始した場合，8hL-16hD条件下でも多くの個体が生殖器床を形成した。一方，秋季から冬季に成熟するSt.7の藻体においては，成熟盛期1ヶ月前の11月に実験を開始した場合，全ての光周期条件下でアカモク藻体は成熟した。本結果に見られる両個体群の成熟における光周期への反応性の違いは，前節の屋外実験における自然日長区と長日日長区における供試個体の成熟の結果と類似している。

St.7の藻体においては，成熟3ヶ月前の9月に実験を開始した場合，いずれの光周期条件下においても成熟は観察されず，旺盛な栄養成長が見られるのみであった。第2章の結果を見るように，この時期のSt.7の生育地において，大型の個体は優に100cmを超えており，成熟期には生殖器床を有していてもおかしくないサイズに育っている。従って伸長期の生理的プログラム下にある藻体においては，光周期に変化を与えても成熟の開始に効力を持たない，ということが推測される。一方St.5の藻体においては，成熟盛期3ヶ月前の12月において，すでに成熟の開始が可能であり，長日条件下において促進することができる。12月には8hL-16hD下では成熟個体は出現しなかったが，1月には出現したことより，この時期に外観上は生殖器床の形成は開始されていなくても，藻体内では成熟に至るプログラムがすでに開始されていることが推測できる。伸長期から成熟期へと移行する際の藻体内の生理的プログラムの変化が，St.5個体群においては比較的緩やかに起こっているのに対し，St.7の個体群ではより短期間に起こっているように思われる

光周期は，海藻類の成熟の「引き金」として，すなわち栄養成長から成熟へとプログラムをシフトさせる上で重要な役割を果たしているとされている（Henry, 1988；Lüning and tom Dieck, 1989）。ヒバマタ目においては，*Fucus distichus* L. subsp. *distichus* の頂端部を培養した結果，12hL-12hDもしくはそれ以下の短日条件下においては，水温や光量に関係なく，生殖器床を形成することが報告されている（Bird and McLachlan, 1976）。この結果から，日長条件の変化が晩秋から冬季におけるこの種の成熟を引き起こしていると推測されている。一方，同様の報告はタマハハキモクでも存在し，温度条件に関係なく長日条件下で生殖器床の形成が見られ，実験に用いられたイングラン

ドの個体群の成熟期（初夏）の日長条件と合致するとされている（Hales and Fletcher, 1990）。これらの結果より，日長条件の季節的な変化が成熟の開始を引き起こしていると考えられているが，アカモクの生活環完結に成功したUchida（1993）の報告も含めて，これらの研究では光周期において，短日長日とも両極端の条件が設定されていることが多い。今回の結果から，St.5個体群においては，長日条件が成熟を促進する作用を持つことはうかがえたものの，10hL-14hD条件下でも生殖器床の形成は開始された。これは春季に卵放出の盛期を迎えるアカモク個体群においても，冬季の間に成熟はゆっくりと開始されているという2-1節の観察結果と符合する。しかし，我国のアカモクの分布域においては，最も日の短い秋季から冬季においても日長が10時間以下になる期間は極めて短い。前節において春季に成熟するアカモクの茎の伸長は夏季の日長条件下において完全に抑制されたが，成熟については日長による制御は比較的緩い，と考えられる。第2章でのSt.5におけるアカモク個体群の観察結果においては，冬季から春季にかけて徐々に日長時間が長くなるに従い個体群の成熟率も上昇し，4月に100%に達した。従って日長時間の変化は，個体群内における成熟の同調を緩やかに「調整」する作用を有しているように思われる。一方，秋季に成熟する個体群については，前節の茎の伸長と同様に，成熟の開始についてもより「自律的」である。本章前節の屋外水槽実験において，長日日長区，自然日長区の藻体ともほぼ同じ時期に生殖器床を形成した結果においても，秋季に成熟する個体群におけるその「自律性」は明瞭である。

本実験において成熟が見られた場合では，供使した多くの藻体において実験開始後1-2週間で生殖器床の形成が開始され，早い藻体は4週間の実験期間中に放卵した　同時期のそれぞれの生育地においては，成熟個体はほとんど存在しないか，存在しても成熟の進行はより緩やかであった。これについては温度実験の結果でも触れるが，実験の温度設定（20℃）が生育地の水温よりも高めであったこと，また栄養塩を強化した海水培地を用いたこと等が影響したものと思われる。

温度は成熟に関わるもう一つの重要な環境要因である。ホンダワラ類においては，ハワイに生育する3種において，その成熟期が生育地の年間の最低水温期にあたり，またその時期の水温が幼胚の成長に好適であることから，高水温から低水温への変動が成熟の引き金となっていると推測されている（De Wreede, 1976）。また梅崎（1985）は，我が国沿岸の亜寒帯海域，温帯海域，亜熱帯海域のホンダワラ類の成熟期についてまとめ，それぞれの海域の成熟期の水温がある一定の範囲に入ることを明らかにし，成熟と温度の間に何らかの関係があることを示唆した。一方，小河（1982, 1983）は，アカモクとウミトラノオの卵細胞の成熟過程を，様々な温度条件下で比較し，温度が高いほど成熟のプロセスが速やかに進行することを明らかにした。Deysher（1984）は，ヨーロッパ・北米沿岸に広まって増殖し，「害藻」とされているタマハハキモクについて，地理的に生育地の成熟期と水温環境とを比較し，成長の開始から成熟に至るまでの日積算温度を比較した。

本実験において，両個体群とも生殖器床の形成の開始と温度条件との間に明瞭な関連性は見られず，先 の *Fucus distichus* L. subsp. *distichus*（Bird and McLachlan, 1976）やタマハハキモク（Hales and Fletcher, 1990）における報告のように，温度自体が成熟の「引き金」として機能していないことは明らかである。しかし，光量が十分与えられている環境下（本実験における150 $\mu Em^{-2}s^{-1}$）において，低温条件下では高温条件下と比較して若干の成熟の遅れが観察されたことから，小河等の推測に見られるように，成熟の開始の「引き金」としてよりも，積算的に作用してその進行速度に影響していることが示唆される。

十分な光量化においては生殖器床の形成は，高温条件下でより速やかであったが，低光量（20 $\mu Em^{-2}s^{-1}$）下においては，比較的高温条件（24，20℃）では藻体は枯死，または生残しても成熟せず，St.5の藻体においては12℃，St.7の藻体においては16及び12℃の比較的低温条件で成熟する個体が現れた。この結果は，低光量下で藻体が生残し，成熟を果たすためには，より低い水温条件の方が望ましいということを示し，前節での低光量下における茎伸長と温度の関係の結果と似通っている。

コンブ属3種の配偶体の成熟においても，温度が高くなると成熟の進行により大きな光量を必要とすることが報告されている（Lüning, 1980）が，本研究結果と同様の機構が作用している可能性がある。光量や水温の変動に伴い，藻体の光合成と呼吸の相対的な量的関係も変動するものと考えられる。高温化では呼吸量が増加し，さらに光量が低下すると総光合成量も低下して一次生産の純供給量が減少し，新しい組織の形成は困難になると考えられる。

3－4　冷蔵・促成種苗の育成及びその成長と成熟

吉田ら（2000）は，アカモクの幼胚を分離後直ちに冷蔵（5℃）し，適当な温度馴化の後培養した結果，冷蔵期間1年を経ても比較的高い発芽率が保たれ，ま

た発芽した幼胚は分離直後の幼胚と遜色ない成長を示したことを報告している。従って，幼胚を様々な期間冷蔵し，本来発芽する時期と異なる季節に屋外に出して育成し，その成長・成熟を追跡することにより，アカモクの成長・成熟と環境要因との連動関係について，より詳しい情報が得られる可能性がある．また，すでに紹介してきたように，アカモクにおいては，室内培養による育成が容易であり，様々な段階まで発育した藻体を入手可能である。従って，このように室内で育成した藻体を，「促成種苗」として屋外に出して育成し，その成長・成熟を追跡すれば，冷蔵種苗の場合と同じく，環境要因と生活史の関係がより明瞭になると考えられる。

これまで3－2節において伸長期の特徴である茎の伸長について光周期と水温との関係を，また3－3節において成熟期の特徴である生殖器床の形成とこれらの環境要因との関係を調べ，生活史の異なる個体群間で比較した。その結果，春季に成熟する個体群においては，茎伸長及び生殖器床の形成開始と光周期との間にある程度密接な関係が観察されたが，秋季に成熟する個体群においては明瞭な関係は見られず，より「自律性」を有していることが明らかになった。本節においては，生活史特性の異なるアカモク個体群の冷蔵種苗と促成種苗を屋外水槽にて育成しその成長と成熟について調べ，それぞれの生活史と環境要因の関係について考察した。

材料と方法

冷蔵種苗の育成

本実験に用いたアカモク種苗の母藻は，St.1(大野)，及びSt.5（屋代島伊保田）で採集した（Fig. 7)。St.1においては1997年12月中旬，St.5においては1998年4月初旬に，成熟母藻を生育地から持ち帰り，屋外水槽（2t）中で海水をかけ流して培養した。両生育地のアカモクとも，持ち帰って数週間以内に数回にわたり放卵したので，受精を確認した後，多数の雌性生殖器床を採取した。3－1節と同じ手法を用いて，St.1の母藻からは1997年12月24日，またSt.5の母藻からは1998年4月27日に大量の幼胚を分離した。分離時の幼胚のサイズはTable 30に示した

分離した幼胚は，直ちにろ過海水を張ったバットの中に設置した16基のレンガ（20×10×3cm）上にピペットでなるべく均等に散布した。幼胚の散布密度はレンガにより多少の粗密があるものの，ほぼ30-100／cm²の範囲であった。散布後レンガをそのまま室内条件（室温20℃前後，自然光）下で2－3日静置し，仮根による着生を待った。幼胚の着生後，レンガ4基を直ちに屋外水槽へ移し，対照実験用として培養を開始した。他のレンガはろ過海水を入れたコンテナ（70×45×20cm）に収容し，蓋をテープで密封した後，冷蔵庫（5℃）内に保管した。

1997年12月に冷蔵したSt.1種苗は，1998年4月26日（冷蔵期間4ヶ月），8月22日（同8ヶ月），1999年1月22日（同13ヶ月）に，また1998年4月に冷蔵したSt.5種苗は1998年8月22日（冷蔵期間4ヶ月），1999年1月22日（同9ヶ月）に，それぞれレンガ4基分について屋外培養を開始した（Table 31)。冷蔵庫から屋外水槽へと出すに先立ち，急激な環境条件の変化による種苗への影響が考えられたので，培養庫内における馴致を行った。冷蔵庫から出したレンガを半透明のプラスチック製のタッパーにろ過海水とともに収容し，4月及び1月に屋外に出した際には10℃下で5日間，また8月に屋外に出した際には12℃，17℃下でそれぞれ5日間馴致してから屋外における培養を開始した。いずれも培養庫内の光量は50$\mu Em^{-2}s^{-1}$，光周期は12hL-12hDの静置条件とした。

アカモク種苗の屋外での培養は対照・冷蔵種苗とも，まず流水かけ流し式のコンテナの中で行われたコンテナに寒冷紗を2重にかけて直射日光を25％に遮光し，幼胚に直接日光が当たるのを防いだ。発芽を確認してから，レンガをFRP製の円形水槽（深さ1.2m，10m²）に移した。同水槽においては砂ろ過した海水を毎分40Lで送り込みオーバーフローさ

Table 30. Embryo size used in this study

Plant	Isolation date	Length (μm)	Width (μm)
St.1	Dec. 24 1997	239 ± 25	187 ± 19
St.5	Apr. 27 1998	343 ± 22	262 ± 21

Table 31. Results of germinations of *S. horneri* embyos stored for varous periods under a low temperature condition (5℃)

Plant	Start date of outdoor culture	Months of storage	Germination
St.1	Dec. 28 1997	0	○
	Apr. 26 1998	4	○
	Aug. 22 1998	8	○
	Jan. 22 1999	13	×
St.5	May 1 1998	0	○
	Aug. 22 1998	4	○
	Jan. 22 1999	9	×

せ．２基のエアポンプで毎分100Lの通気を行った。円形水槽においても，直射日光の遮へいと付着珪藻の増殖防止のため，２重の寒冷紗を上部に張ったが，後述するように1998年10月にアカモク藻体からの葉や枝の脱落がみられたため，光量不足を鑑みて１重にした。実験期間を通じて，１週間に１回，壁面やアカモク藻体上の付着藻類の除去を行った。その際，レンガの配列を順次入れ替え，実験期間を通じてレンガ上の藻体の培養条件が均一になるように心がけるとともに，２-３週間に一度，大型の10-15個体の全長を測定した。成熟期にはより高頻度に観察し，生殖器床の形成の有無を確認した。レンガ上の種苗の，実験開始後の減耗の様子は詳細に追跡していないが，１つのレンガ上において藻体が１m以上になり，成熟に達した個体は，ほぼ10個体程度であった。

促成種苗の育成

本実験に用いたSt.1及びSt.5のアカモク幼胚は，前述の冷蔵種苗と同時に採取した。集めた幼胚の一部を分離し，１個ずつ滅菌海水中でパスツールピペットで数回洗浄し，単藻培養とした。単離した幼胚は組織培養用の24穴プレートの１穴に１つずつ，２mLのPESI強化海水培地とともに入れ，直ちに培養庫内で育成を開始した。育成条件は，３-１節において初期成長が最も速やかであった20℃，100 μ Em^{-2}s^{-1}に設定し，光周期は12hL-12hDもしくは9hL-15hDに設定した。３週間後，葉が数枚になってからは，成長の良好なものを50mL容の培養用カップに移植し，さらに２-３週間後には500mL容の三角フラスコ内に移し，通気を開始した。通気開始後，１ヶ月半から２ヶ月程度で，アカモクは茎長５-10cm程度に成長した。本研究においては，上記のように初期成長を培養庫内で促進した種苗を「促成種苗」と定義する。

培養庫内で育成した促成種苗は，St.1種苗は1998年５月25日に，またSt.5種苗は同年９月19日に，上記の冷蔵種苗と同じ屋外水槽中で育成を開始した。それぞれ10個体，及び６個体を，プラスチック製のパイプに通したPPロープに根元を挟み込み，また隣接させてプラスチック製の標識もロープに挟み込み，個体識別を行った。屋外水槽に出すに先立ち，温度馴致等は特に行わなかった。屋外水槽に出した促成種苗は，冷蔵種苗と同じ間隔で，全長の測定を行い，生殖器床形成の確認も行った。

結　果

冷蔵種苗の成長と成熟

対照及び冷蔵したSt.1種苗の成長の様子をFig. 38に示す。データは各日に測定した個体のうちから，全長の大きい10個体の値を平均したものである．ま

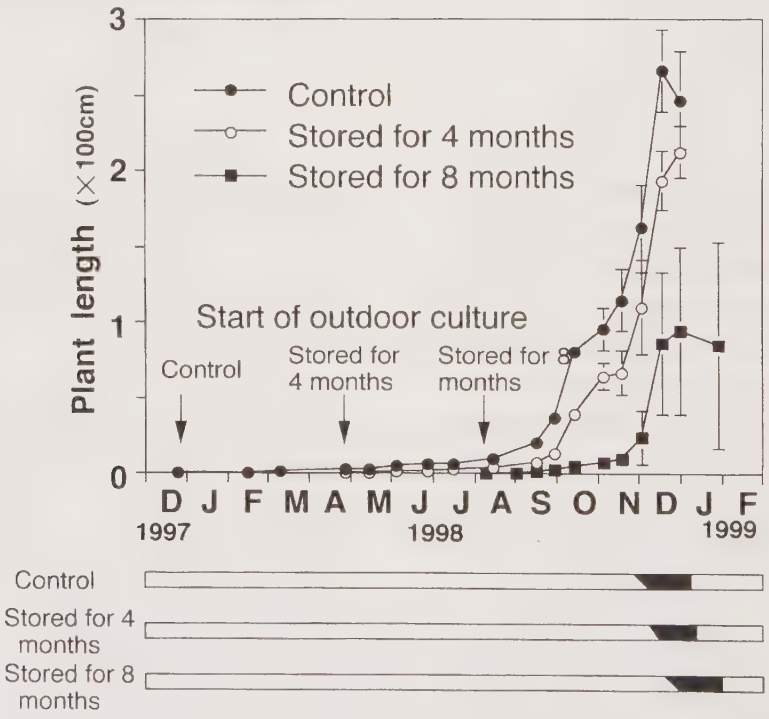


Fig. 38. Growth and maturation period of control and long-term stored St. 1 seedlings. Vertical bars indicate S.D. of means (n=10). Dark portion in horizontal column indicates maturation season of seedlings.

Table 32. Daily increase (cm/day) in plant length of control and low temperature stored seedlings of *S. horneri*

		St. 1 seedlings			St. 5 seedlings			
		Control	4 months-stored	8 months-stored	Control	4 months-stored	Mean water temperature	Mean day length (hrs)
1998	Mar. 9 – Apr. 26	0.03	–	–	–	–	13.2	12.57
	Apr. 26 – May 13	0.00	–	–	–	–	16.6	13.67
	May 13 – Jun. 2	0.10	0.04	–	0.05	–	17.4	14.13
	Jun. 2 – Jun. 24	0.07	0.02	–	0.03	–	19.4	14.40
	Jun. 24 – Jul. 12	0.04	0.02	–	0.02	–	22.3	14.38
	Jul. 12 – Aug. 11	0.12	0.04	–	0.03	–	24.0	13.97
	Aug. 11– Sep. 11	0.32	0.12	0.05	0.16	0.07	25.7	13.07
	Sep. 11– Sep. 25	1.24	0.47	0.08	0.34	0.18	25.1	12.30
	Sep. 25 – Oct. 9	3.03	1.80	0.18	0.73	0.28	24.7	11.80
	Oct. 9 – Oct.30	0.76	1.21	0.12	1.02	0.15	22.9	11.20
	Oct. 30 – Nov. 13	1.35	0.18	0.18	1.28	0.16	20.6	10.63
	Nov. 13 – Nov. 27	3.39	3.10	1.02	1.42	0.49	17.0	10.27
	Nov. 27 – Dec.12	6.93	5.58	4.16	4.55	1.61	15.7	9.98
	Dec. 12 – Dec. 25	−1.50	1.45	0.64	2.21	1.58	13.4	9.88
	Dec. 25 – Jan. 22	–	–	−0.35	0.80	1.58	10.8	10.02
1999	Jan. 22 – Feb. 23	–	–		0.26	1.09	10.3	10.72
	Feb. 23 – Apr. 7	–	–		−0.64	−0.04	11.6	12.00

た，対照及び冷蔵種苗の日間成長の季節変化を Table 32に示す。なお1999年１月22日に屋外へ出した冷蔵期間13ヶ月の St.1種苗は発芽せず，流失した（Table 31）。

採苗後直ちに屋外水槽で培養を開始した対照の St.1種苗の成長は，培養を開始した直後の冬季から春季の間は非常にゆっくりで，1998年３月初旬でようやく平均全長0.8cm 程度の発芽体となり，４月下旬で２cm 程度であった。６月下旬には全長６cm 程度で１-２cm の明瞭な茎を形成していた　８月中旬には全長10cm 程度と，夏季の間成長は比較的緩やかであったが，９月以降は気胞を形成し，茎の急速な伸長が開始され，全長が大きく増加し始めた。10月中には葉や枝の脱落が目立ち，伸長も若干低下したが，11月中旬以降再び全長が大きく増加した。この時期の藻体は平均で3.4-6.9cm/ 日の伸長を記録し，12月中旬に平均全長266cm と，年間の最大に達した（Fig. 38, Table 32）。生殖器床の形成は11月の終わり頃から見られ，12月19日の観察時には盛んな放卵が観察された。12月下旬以降藻体は急速に枯死した。

1998年４月26日に屋外での培養を開始した４ヶ月間冷蔵の St.1種苗は，屋外に出した時点では0.1cm 未満であったが，７月中旬に全長２cm 程度になっており，以降は先行する対照用の種苗を追いかけるように成長した（Fig. 38）。９月下旬には全長10cm 以上の個体に気胞が形成されており，この時期以降茎の伸長による全長の急速な増加が始まった。対照の種苗と同様に，やはり10月下旬から11月初旬に若干の成長の停滞を見せた後，11月下旬以降再び3.1-5.6cm ／日の急速な伸長を見せ，12月下旬には年間の最大値である平均全長212cm に達した（Fig. 38, Table 32）。生殖器床の形成は12月中旬に観察され，対照種苗と同様12月19日には盛んに放卵しているのが観察された。

1998年８月22日に屋外培養を開始した８ヶ月間冷蔵の St.1種苗は全長0.1cm 程度であったが，１週間後には全長0.5cm 程度になっており，およそ１ヶ月後の９月下旬には２cm 程度になっていた。その後藻体の伸長は比較的ゆっくりであったが，11月中旬に全長17-20cm の個体で気胞が形成されているのが観察され，11月下旬から12月にかけて4.0cm ／日の急速な全長の増加が見られた（Fig. 38, Table 32）。12月下旬には，年間の最大値である平均全長94.3cm に達したが，成長の個体間のばらつきが非常に大きく，12月下旬で全長が100cm を越えていた個体はわずか４個体であり，10cm 以上100cm 未満のものも８個体に過ぎず，他の個体は10cm 以下の「下草」として多数残存していた。生殖器床の形成は12月12日に全長100cm 以上のもので確認された。その後生殖器床の形成は全長の小さい個体でも開始され，1999年１月22日の観察時には，全長10cm 以上の個体全てが生殖器床を有しており，最小の成熟個体の全長は9.5cm であった。その後成熟を終えた個体をレンガ上から排除して，全長10cm 未満の成熟しなかった個体のみ培養を続行したが，４月初旬までに10cm 以上に育った２個体（それぞれ全長16.0, 13.5cm）に生殖器床の形成が確認されたのみで，他の個体はほとんどが成長せず全長10cm 未満の未成熟個体にとどまっていた

対照及び冷蔵した St.5種苗の成長の様子を Fig. 39

に示す。また，その日間成長の季節変化を Table 32 に示す。St.1種苗と同様に，1999年１月22日に屋外に出した冷蔵期間９ヶ月の種苗において発芽は観察されなかった（Table 31）。1998年４月に培養を開始した対照の St.5種苗は，７月中旬に全長２cm 程度の幼体であり，８月中旬には全長３cm 程度で0.2-0.5cm の茎を形成していた．10月初旬には，大きな個体は全長 20cm 前後になっており，これらの個体は気胞を有していた。10月以降急速な茎の伸長が開始され，特に11月下旬から12月にかけては2.2-4.6cm／日の伸長が見られ，12月下旬には平均全長は179cm に達した その後藻体の伸長は若干衰えるが，成長は冬季の間も続き，1999年２月下旬には年間の最大値である平均全長210cm に達した（Fig. 39, Table 32）。１月下旬の観察時に 全長150cm 以上の数個体で生殖器床の形成が開始されていたが，同様の全長でも形成開始が見られない個体もあった。放卵は３月25日に初めて観察され，４月以降成熟を終了した個体の急速な枯死が観察された。

1998年８月22日に屋外に出した４ヶ月間冷蔵の St.5 種苗の初期成長は早く，１ヶ月後の９月下旬には全長４cm 弱にまで成長し，１cm 程度の茎も形成されていた。その後の成長は比較的ゆっくりであったが，12月に入ってから急速な茎の伸長が開始され，冬季の間も続いた。その間の日間成長はおよそ1.6 cm／日程度であった。年間の最大全長は２月下旬に記録 され，144cm であった（Fig. 39, Table 32）。生殖器床の形成は１月下旬に最も大きい個体（全長146cm）で開始さ

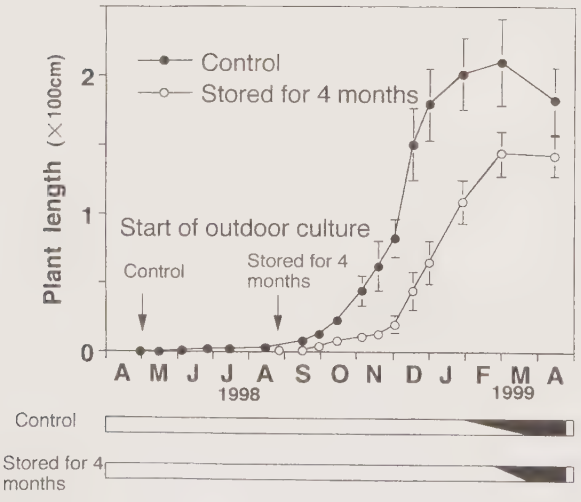


Fig. 39. Growth and maturation period of control and long-term stored St. 5 seedlings. Vertical bars indicate S.D. of means (n=10). Dark portion in horizontal column indicates maturation season of seedlings.

れているのが確認されたが，その後の成熟の進行はゆっくりであり，２月下旬で２個体（全長171，139cm）が新生の生殖期床を有しているのみであった。４月初旬には全長90cm 以上の全ての個体で生殖器床が確認され，盛んな放卵も観察された。

促成種苗の成長と成熟

培養庫内で促成し，屋外水槽に出したときの促成種苗の全長は，St.1促成種苗（５月25日）は７-15cm，また St.5促成種苗（９月19日）は８-10cm であり，いずれも気胞の形成は見られていなかった。同時期の対照種苗の平均全長は２cm（５月の St.1対照種苗），および８cm（９月の St.5対照種苗）であった。

屋外に出した直後の St.1促成種苗は，急速な環境変化のためか，成長点付近の組織の崩壊が見られる個体もあった。しかし，茎を伸長させ，新組織を活発に形成する個体も見られた。茎の伸長の見られた個体には，気胞の形成も見られた。屋外に出した後，形成された組織は，明褐色であり，室内培養中に形成された暗褐色の組織とは明瞭に区別できた。屋外に出しておよそ２週間後の６月10日には２個体において，生殖器床の形成が開始されていた。さらに２週間後の６月24日には，新たに２個体が生殖器床を形成していた。茎の先端が生殖器床として膨らみ始めたと同時に，同じ箇所から気胞や葉が形成される個体もあった。生殖器床の形成を開始した４個体の平均全長は11.3cm（最大個体14.0cm，最小個体9.5cm）であり，一方形成の見られない６個体の平均全長は10.5cm であり大きな差異は無かった。形成個体と同等のサイズに達していても生殖器床の形成が見られないものもあった。生殖器床は７月に入り，雌性と雄性の区別がつくまでに肥大し，雌性生殖器床からは放卵も観察された。一方，同時期（６月中旬）の対象種苗の平均全長は5.8cm であり，１-２cm の茎が形成されていた。成熟個体は見られなかった。

その後，ロープにはさんだ部分が腐敗したりして，いくつかの個体が脱落したが，生殖器床を形成したうちの３個体については，観察を続行した。３個体のそれぞれの全長と，対象種苗の全長（大型10個体の平均）の変化を Fig. 40に示す。生殖器床は８月には藻体の 上から消失したが，促成種苗は枯死しなかった。しかし，夏季の間はほとんど成長しなかった 対照種苗は９月以降急速な茎の伸長を開始し，全長が急激に増加を開始して，促成種苗を追い抜いた。10月中に何らかの理由で若干成長が停滞したが，伸長は12月まで続き，12月12日には年間の最大平均長266cm に達し，生殖器床の形成が確認された。一方，促成種苗も

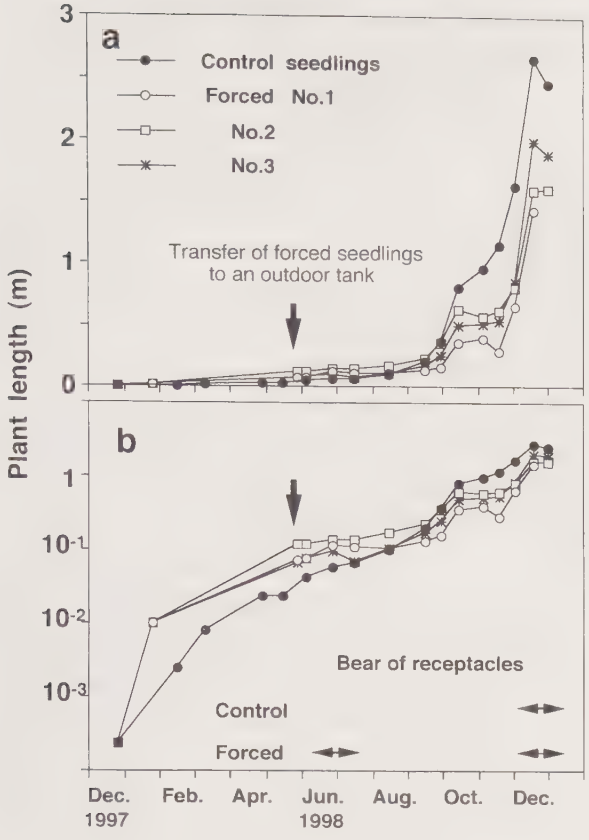


Fig. 40. Change in plant length and maturation period of the control seedlings (mean of 10 plants) and 3 individuals of the forced seedlings of St.1. a is in normal scale and b in logarithmic. Double headed arrows in the lowest part indicate the period during which the seedlings bore receptacles.

同時期に伸長が開始されたものの，若干遅れた。10月に見られた成長停滞は促成種苗においてより顕著に現れたが，12月までの伸長は続き，12月にそれぞれ最大長143cm，160cm，188cmに達し，12月12日の観察時には3個体全てに生殖器床の形成が観察された（Fig. 40）。12月下旬には，対照，促成種苗とも枯死が急速に進行し，葉や気胞の落下が顕著になり，やがて枯死した。

一方，屋外に出したときのSt.5促成種苗のサイズは，対照種苗と大きな差異は無かった。St.5促成種苗2個体と対照種苗の成長の様子をFig. 41に示す。屋外水槽で育成開始以降，促成種苗の成長は対照種苗と比較してもゆっくりであった。対照種苗が11月以降，急速に伸長したのに対しSt.5促成種苗は12月以降ようやく急速な伸長を開始した。2個体の促成種苗は，4月にそれぞれ年間最大長の114cm，106cmに達した。生殖器床は2月下旬に1個体で形成の開始が確認されたが，完熟したのは4月に入ってからであった。

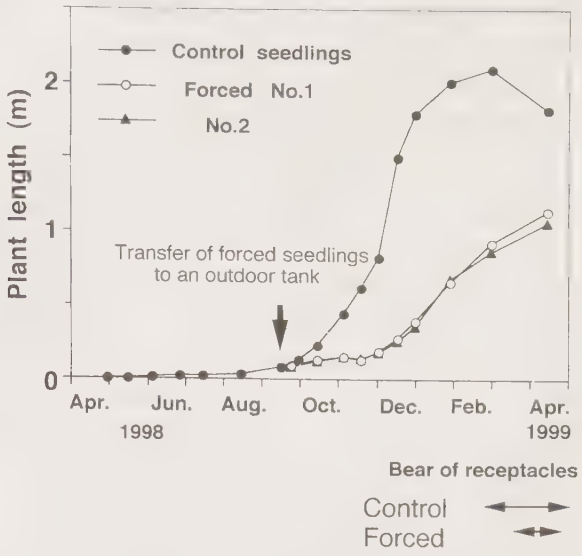


Fig. 41. Change in plant length and maturation period of the control seedlings (mean of 10 plants) and 2 individuals of the forced seedlings of St.5. a is in normal scale and b in logarithmic. Double headed arrows in the lowest part indicate the period during which the seedlings bore receptacles.

考　察

吉田ら（2000）の報告においては，冷蔵期間1年の幼胚でおよそ80%，冷蔵期間2年の幼胚で10%の発芽率が維持されている。今回の実験においては，冷蔵期間8ヶ月のSt.1個体群の幼胚は，馴致期間を経て屋外水槽に出された後発芽したが，冷蔵期間13ヶ月の幼胚は発芽しなかった。また，St.5個体群の幼胚は，冷蔵期間4ヶ月のものは発芽したが，冷蔵期間9ヵ月の幼胚は発芽せず，吉田ら（2000）のような長期にわたる冷蔵幼胚の発芽能の維持はできなかった。今回の実験では冷蔵幼胚の発芽率は調べていないが，発芽体は幼胚を散布したレンガの表面を埋め尽くすように発芽しており，かなりの高率を維持できたものと思われる。一方，発芽の見られなかった場合においては，室内での馴致が終了し屋外へ出した時点で，レンガ上に多数の幼胚が着生していたにも関わらず発芽は全く見られず，やがて付着珪藻に覆われた後流失した。吉田ら（2000）の報告においては，幼胚の冷蔵は単藻培養状態で行われ，発芽実験も培養庫内で行われたのに対し，本報においては大量の幼胚を一括して採取・冷蔵し，環境条件の大きく異なる屋外において培養実験を行った。従って，このような保存・培養条件の違いが，冷蔵種苗の発芽能に影響を及ぼした可能性がある。今後保存温度を含めた冷蔵庫内での保存法や，培養前の環境馴致の手法を改良することにより，より長期の有効

な種苗の冷蔵が可能になるものと思われる。

本実験において，St.1及びSt.5のアカモク個体群の対照種苗の成熟時期は，それぞれの生育地の天然の個体群の成熟時期とほぼ同時期であった。従って，水槽という同一の環境下で生育した場合も，それぞれの種苗はその本来の成熟期を維持したということになる。さらに，それぞれの個体群の冷蔵種苗は，その対照種苗とほぼ同時期に生殖器床の形成を開始した。これは，成長の開始が遅れ，到達している藻体のサイズにある程度関係なく，本来の成熟時期には成熟することを意味しており，同時に何らかの外部環境要因がアカモクの成熟の開始に作用し，同時にアカモクにおいてもそれを感知する能力があることをうかがわせる。さらに，個体群間の成熟時期の違いは，ある程度遺伝的に固定した特性であることを示す結果である。

3－3節において，温度はアカモクの生殖器床の形成の速度に影響を与えるが，「引き金」として機能している可能性は薄いことが明らかとなった。成熟の開始に関わる温度の作用としては積算温度の考え方があり，欧米諸国沿岸に分布が広がり，繁殖したタマハハキモクについては，水温環境の大きく異なる生育地間で，成長の開始から成熟にいたるまでの積算温度が計算され，比較されている（Deysher, 1984）。しかし，今回の結果においては，対照種苗と冷蔵種苗の発芽期から成熟にいたるまでの水温の日積算値には大きな差異があると考えられ，アカモクの成熟について積算温度の考え方は単純に適用できないものと思われる。

今回の実験における対照種苗，冷蔵種苗においても，天然の個体群の生活史で観察される初期成長期，伸長期等の明瞭なステージが観察された。しかし，対照種苗と比較して，冷蔵期間が長期にわたり，培養開始時期が遅れるほど，初期成長期が短縮される傾向が見られた。3－1節において，光条件が良好であれば水温が高いほど速やかな初期成長を示すことが観察されており，冷蔵種苗の培養開始時の水温が初期成長期の長さに影響を与えているものと考えられる。しかし，それでも伸長期以前にある程度の期間の初期成長期を経ることが，冷蔵種苗の成長の結果から明らかである。従って，冷蔵期間が長期になり，培養開始の時期が季節的に遅れるほど，初期成長期から伸長期への移行も季節的に遅れる。一方，生殖器床の形成を開始する時期は対照，冷蔵種苗ともほぼ変わらないので，冷蔵種苗の伸長期は対照種苗よりも短期間となり，より小さい藻体サイズで成熟することになる。McCourt(1984)は，藻体のサイズも成熟の開始時期を決定する重要な要因とし，成熟にはthreshold sizeがあると報告している。今回の結果では，大きく藻体サイズの異なる対照・冷蔵種苗ともほぼ成熟時期は等しく，特に8ヶ月間冷蔵した冬季種苗の最小成熟サイズは10cm程度であった。従って，成熟の開始サイズには極めて大きなばらつきがあり，少なくとも10cm程度に育てば，成熟が可能である。しかし，伸長期においては，すでに十分なサイズになっていると考えられる個体においても成熟が始まらないという結果が前節までに観察されてきた。従って，アカモクはあるサイズに到達後機械的に生殖器床を形成するのではなく，やはり成熟を「開始するべき時期」を感知していることが示唆される。

促成種苗の育成においては，3－1節で明らかにした20℃，100 $\mu Em^{-2}s^{-1}$の条件下で初期成長を促進してから，屋外水槽へ出した。12月に採苗したSt.1種苗においては，冬季から春季の低水温により，屋外で育成していた対照種苗の成長は緩慢であった。結果的に，5月に促成種苗を屋外へ出した時に，対照・促成種苗の到達サイズに比較的差があったのに対し，4月に実験を開始したSt.5種苗は対照種苗も比較的初期の段階から水温条件に恵まれるため，室内で育成した促成種苗を屋外へ出したとき両者のサイズに大きな差が無く，室内早期育成のメリットは低いものと考えられた。

促成種苗の成長と成熟において，対照種苗と大きな違いがあったのは，St.1促成種苗に観察された「2季成熟」である。アカモクの生活型は「真1年生」（片田，1963）に分類されており，成長から成熟，枯死へと至る過程は一般的に不可逆であると考えられる。しかし，St.1の促成種苗においては，屋外水槽に出した直後生殖器床を形成したが，その後の枯死は起こらず，秋季からは再び成長を開始した。Uchida（1993）の培養実験においては，アカモクは9hL-15hD条件下で100日程度で全長8-14cm程度になり，さらにそれを15hL-9hD条件下に移すと27-40日で生殖器床を形成したと報告している。今回のSt.1種苗の育成においては，室内で7-15cmに育った個体を，屋外水槽に出して2週間後から1ヶ月以内に生殖器床が形成された。生殖器床形成の初期段階が室内培養時にすでに開始されていたのか，あるいは移植後の環境の変化により，成熟が誘導されたのかは明らかではないが，屋外に出したのが5月下旬で日長時間の長い時期であったこと，屋外に出してから生殖器床が形成されるまでの期間を考えると，屋外移植による環境変化が，生殖器床形成に対して何らかの影響を及ぼしたと考えられる。

3－3節においては，秋季に成熟するアカモク藻体（St.7産）は，伸長期には全ての光周期下において生殖器床は形成せず，反対に成熟期直前の藻体においては全ての光周期下において生殖器床を形成した。また

3－2節の結果においては，秋季－冬季に成熟するアカモク（St.1及びSt.7産）は，自然日長条件下においても長日日長条件下においてもほぼ同時期に生殖器床を形成した。これらのことより，秋季に成熟するアカモクは光周期に完全に依存せず，「自律」した成熟リズムを有していると考察した。しかし，今回の結果は，秋季に成熟するアカモクにおいても春季に成熟するアカモクと同様，条件によっては長日条件により成熟が促進されることを示唆し，Uchida and Arima（1993）と同様の結果となった。促成St.1種苗の第1回目の成熟において，成熟した個体の最小サイズは10cm程度であり，本実験における冷蔵種苗の最小成熟サイズとほぼ同サイズである。従って，少なくとも10cmに達すれば成熟は可能であると考えられるが，前述のように伸長期の藻体では光周期の変換のみでは成熟は誘導されない。従って，生殖器床の形成には何らかの「生理的準備」が必要であり，培養庫において十分な光，温度，培地条件下で育成されていた藻体ではその準備が整っていたものと推測される。

6－7月に最初の生殖器床を形成した後，促成St.1種苗は枯死せず，越夏して秋から再び成長を開始し，それ以降の成長・成熟は完全に対照種苗と同調した。一般的に，生殖器床の形成を開始してから，アカモクは藻体の伸長を停止する。すなわち成熟期に入ったアカモク藻体の中では，藻体の伸長から生殖器床の形成へエネルギー配分の振り替えが起こっているものと考えられ，一般的には卵・精子の放出後藻体を維持できないようになり，枯死するものと考えられる。今回観察された現象は，成長から成熟へエネルギーの振り替えが完全に進行せずに，何らかの要因により成長への再振替えが起こったものと考えられる。

多年生のコンブ目 *Laminaria setchellii*（tom Dieck, 1991）や，*Pterygophora californica*（Lüning and Kadel, 1993）等の成長には内在性の概年リズムがあり，光周期や水温等を一定に保った場合にも，その成長は12ヶ月に近いfree-running rhythmを示すという。これらのfree-running rhythmは，12ヶ月よりも大きくなることが多いが，天然の生育環境においては日長時間の季節的な変化が同調因子として作用し，明瞭な12ヶ月のリズムとして表れているという。アカモクは1年生の種類であるが，今回観察されたSt.1促成種苗における「本来の成長・成熟時期の回復」についても，その背後には上記と同様の，何らかの同調因子の作用と，それを感知し連動する内在性の概年リズムの存在を想定するのが，最も理にかなっているように思われる。

第4章　群落形成をめぐる両生育地の生態学的特性の解明及びその比較

前章において，生活史の異なるアカモク個体群間で，環境要因，特に光周期に対する反応性が大きく異なることを明らかにした　また，冷蔵・促成種苗の培養実験から，それぞれの個体群の成熟時期はある程度「強固」に固定された性質であることも明らかになった。これらのことから，個体群間の生活史の違いは遺伝的な違いに基づいていることが示唆され，それぞれの個体群は同種内における生態型（ecotype）である，と考えられる

生態型の定義は，「異なる環境に生育するために環境条件に適応して分化した性質が，遺伝的に固定して生じた型」（岩波生物学辞典，1996）であるとされている。第2章において，秋季から冬季に成熟する個体群は湾奥部に，また春季に成熟する個体群は湾口から湾外域に分布する傾向があったことから，それぞれの生活史はそれぞれの生育地における環境要因の違いにより生じてきたと考えられる。しかし，同じく2－3節において，湾奥域と湾口域の間の水温・栄養塩環境の違いが，個体群間の生活史の相違の原因となっている可能性は低いことも示唆された。

水温や栄養塩濃度は，成長・成熟の生理的過程に影響を与える要因である。一方，アカモクが毎年同一場所で群落を形成していくうえでは，生理的な影響要因の他に，生態学的な影響要因も考慮すべきと考えられる。アカモクは1年生であり，群落は1年で完全に更新される。従って，群落が毎年維持・形成されていくためには，成熟期に幼胚が着実に基質へ入植し，発芽後もある頻度で生残し，成長していかなければならない。このような過程において様々な生態学的要因が関わり，群落の維持・形成に影響を与えていると思われる。

本章においては，生活史の異なるアカモク個体群において，それぞれの個体群における個体の季節的減耗を明らかにするとともに，生育地に季節別に人工基質を設置した群落形成実験を行い，それぞれの個体群の群落の維持・形成過程を観察する。これらを通じて，それぞれの個体群の生育地において群落の維持・形成に影響を与えている生態学的要因について考察を加えていく。

4－1　広島湾奥及び湾口部の個体群における個体密度の季節変化

本節においては生活史の異なるアカモク個体群において，個体密度の季節変化の傾向を明らかにし，比較

する。一般的に，海藻類は生殖細胞の着生・発芽後，時間の経過とともに，様々な要因によりその個体密度は減少していく(中原, 1983a, 1983b, 1984a)。しかし，群落が形成されるためには，最終的な個体密度があるレベルで保たれる必要がある。

同種においても生育環境の違いにより，個体群間で個体密度や個体の減耗の様子が異なっている（中原, 1984a, 1984b)。そのような違いは，個体の減耗に関わる要因，あるいはその要因が作用する時期が生育地間で異なる結果，生じてくるものと考えられるが，個体群における個体の減耗過程を調べることにより，その生育地において群落が維持されている生態学的背景をより明瞭にすることができると考えられる（中原, 1984a)。

第2章において，生活史の異なるアカモク個体群間では冬季の過ごし方に大きな違いがあることが明らかにされた。すなわち，湾奥の秋季から冬季に成熟する個体群においては，冬季の低水温期に比較的長い初期成長期を過ごす。その期間は小さなサイズのため他の海藻に隠蔽され，幼体が観察されるのは春になってからである。一方，湾口・外部の春に成熟する個体群は冬季を成体で過ごし，春季に幼胚を放出する。このような初期成長期は，生活史の中でも最も環境の変動に影響を受け，この時期の生残が群落の成立に大きく関わっていると考えられている（De Wreede, 1978)。

本研究においては，生活史の異なる広島湾奥，湾口域のアカモク個体群において，その生活史を通じての個体密度の変化を調べ，個体群ごとの季節的減耗の過程を比較した。特に初期成長期が長く，天然の幼体の観察が困難な湾奥部の個体群については，人工基質に着生させた幼胚を現場に出し，その減耗過程を追跡した。

材料と方法

湾奥部の個体群における個体密度の季節変化

第2章において明らかにしたように，広島湾奥部のSt.1（大野：Fig. 7）におけるアカモクは人工護岸に沿って帯状に分布しており，その個体密度は低い。また，冬季から春季はアナアオサや小型紅藻類の繁茂により，幼体が発見しにくい。従って，1)人工基質に幼胚を着生させ，取り外しが出来るように現場に設置し，冬季から春季の初期成長期における減耗を調べる，とともに，2)群落内に人工基質を設置し，自然入植したアカモクの数を計数し個体数の季節的推移を調べる，の2通りの方法を採用し，生育地における減耗の季節変化を推定した。

人工基質に幼胚を着生させるにあたっては，個体の初期密度がその後の減耗に影響を与えることが考えられる（中原, 1984b)。従って，予備実験として，基質への幼胚の散布密度とその後の生残の関係を検討した。St.5（屋代島伊保田）から採集してきた成熟母藻から，5月初旬に大量の幼胚を分離し，レンガ（20×10×3 cm）上にペンキで設けた2×2 cmの区画内に，ピペットで100個体（25個体/cm^2)，740個体（185個体/cm^2)，3,700個体（925個体/cm^2）の3段階の密度で散布した。その後ゆるやかな流水中に置き，着生を待った。1週間後，レンガを水中で静かに揺すって，着生しなかった幼胚を振るい落とし，実体顕微鏡下で計数して着生率を求めた（Table 33)。着生率は最も少ない散布量（25個体/cm^2）が最も良好で，54.7%であった。計数後，直ちにレンガをSt.1の水深1 mのところに設置した建材ブロック（40×20×10cm）にマジックテープで固着させた。レンガの移設に伴う幼胚の剥離はほとんど観察されなかった。海中に出して80日後の生残率（海中に出した日の密度を100%とする）は，やはり最も散布密度の少なかった25個体/cm^2区で良好で，32.3%であった（Table 33)。

予備実験の結果に基づき，1994年12月にSt.1の個体群から採取した幼胚を人工基質（スレート製：15×10×1 cm）に散布し，18.5個体/cm^2（185,000個体/m^2）の密度で着生させた。同基質を12月25日にSt.1の群落内の2ヶ所（A，B地点）のブロック上に合計8枚設置した。両設置点はともに水深1 m程度であ

Table 33. Effect of initial dispersion density of embryos to the settlement and survival of *S. horneri* plants

Density of embryo dispersion (/ cm^2)	Density of settled embryos (/ cm^2)	% of settlement	% of sustained to settled after 80 days
25	13.7	54.7	32.3
185	81.6	44.1	18.3
925	287.2	31.0	7.6

り，互いにおよそ300m 程度離れていた。設置時の幼胚の全長は0.5mm 程度であった。基質のスレート板は，ブロックからの取り外しが自由に出来るように，４隅に穴を開けて針金でブロックに固定した。設置後10日目に基質上の発芽個体の計数を行い，その後不定期に基質上の個体数を９月まで計数した。着生させた個体が小さく，肉眼で観察が不可能なときは，基質をブロックから取り外して実験室に持ち帰り，実体顕微鏡下で計数した。移動・計数作業中は基質を常に海水中に置き，作業にかかった時間は移動も含めて３時間未満であり，観察終了後は直ちに現場のブロック上に戻した。作業中の，基質上からの個体の脱落はほとんど見られなかった。なお，実験基質を設置した12月は同地の天然個体群の成熟時期にあたっており，コントロール用の基質を実験用基質に隣接して置いたところ，幼胚の自然入植は0.05個体 /m^2程度で，着生させた幼胚の0.3％未満であり，実験基質上の個体の減耗過程を調べる上でほとんど無視していいと考えられた。

一方，1996年６月から1997年５月までほぼ１ヶ月おきに，St.1の海底に実験基質（建材ブロック：40×20×10cm）を２基ずつ設置して，海藻類の入植の様子を観察した。基質上への他種海藻の入植等，詳細は本章次節（４－２節）において述べるが，設置した基質の中で1996年10月，12月及び1997年１月に設置した基質上において，翌春の1997年４月にアカモク発芽体が肉眼で観察された。これらの基質上のアカモクの個体数の変化を，翌年２月まで毎月潜水により追跡した。

湾口部の個体群における個体密度の季節変化

広島湾口部の St.5（屋代島伊保田；Fig. 7）においては，比較的濃密なアカモクの純群落が形成されている。アカモクは水深０－２m の砂底上に分布する大小様々な礫を着生基質としており，その分布はパッチ状である。

St.5においては，天然の基質上の個体数の変化を1996年11月から1998年８月まで不定期に調査した。初期成長期には，長径10cm 程度の小礫に幼体が高密度で着生しているのが観察されたので，これを３－４個回収して着生幼体を計数し，着生面の面積を求めて個体密度を求めた。また伸長期，成熟期においては，アカモク被度が100％で，40×25cm の方形枠を設置できる礫を３－４個選定し，設置枠内の個体を全て刈り取り，個体数を計数した。これらの計数結果より，個体群の減耗過程を推測した。

結　果

湾奥部の個体群における個体密度の季節変化

St.1における，幼胚の段階で基質に着生させたアカモクの減耗（1994年12月 -1995年９月）を Fig. 42に示す。データは群落内の２ヶ所（A，B 地点）にそれぞれ４枚ずつ設置した基質上の個体密度の平均で示した。A，B 両地点にそれぞれ設置した４枚の基質間では，減耗の様子に大きな差は無く，また，両地点は300m 程度離れているが，地点間においても減耗の様子に大きな差異は見られなかった

12月下旬の設置時において，初期密度185,000個体 /m^2であった両地点の基質上の個体密度は，設置10日後には A 地点で初期密度の24.8％（46,000個体 /m^2），B 地点で30.7％（57,000個体 /m^2）まで，さらに２週間後の１月中旬にはそれぞれ初期密度の11.8％（22,000個体 /m^2）及び13.3％（25,000個体 /m^2）まで減耗していた（Fig. 42）。しかし，その後の減耗は緩やかであり，設置４ヶ月後の４月下旬で，それぞれ初期密度の5.3％（9,800個体 /m^2）及び5.1％（9,400個体 /m^2）であった。この間の成長は極めて緩慢であり，４月下旬の段階でようやく葉を数枚備えた全長１－２cm 程度の幼体であった。さらに６月中旬には，A 地点において初期密度の2.6％（4,900個体 /m^2），B 地点で1.6％（3,000個体 /m^2）であった。夏季の（６月－９月）の減耗は比較的大きく，９月上旬の密度は A 地点で初期密度の0.14％（250個体 /m^2），B 地点で0.17 ％（320個体 /m^2）であった（Fig. 42）。この時，最も大きい個体は全長10cm 程度であり，平均は５cm 程度であった。

1996年10月，12月及び1997年1月に St.1の海底に設置した人工基質上に，自然入植したアカモクの個体密度の変化を Fig. 43に示す。３つの基質上には1997年４月に全長１cm 程度の幼体が初めて観察された。基質上に観察される幼体数は５月から７月にかけてすでに着生していた幼胚が順次肉眼的になることにより増加した。幼体数の増加の様子には基質により若干の違いがあり，12月設置基質が７月に最大密度を示し，ついで１月設置基質が多く，10月設置基質は４月に肉眼的になった個体数は多かったが，最大密度は最も小さかった（Fig. 43）。７月の幼体の平均全長はどの基質においても２－５cm の範囲であった。その後夏季の間に個体数は急速に減少し，特に10月設置基質については顕著で，７月から９月の間に1,500個体 /m^2から，100個体 /m^2程度まで減少した（Fig. 43）。10月設置基質上では，アカモクの藻体の伸長は抑制され，本来の成熟期の終期である１月下旬まで全長は５-10cm で

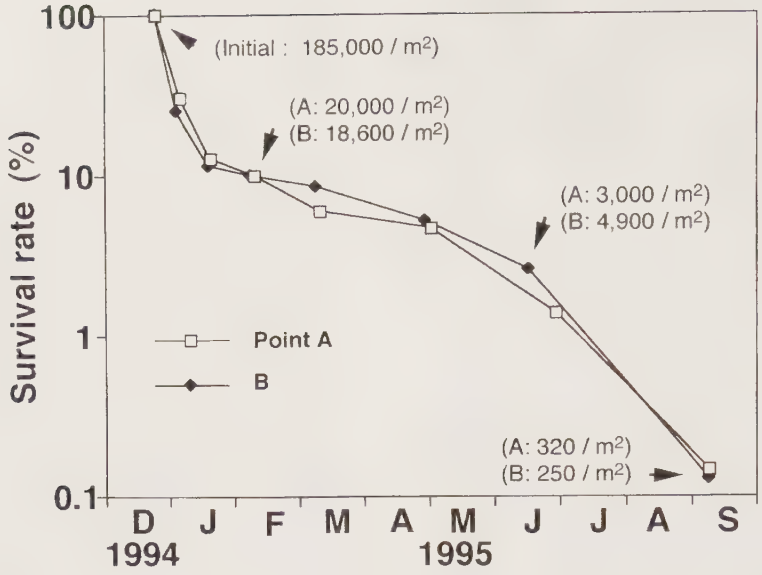


Fig. 42. Survival rate of the *S. horneri* embryos settled on the artificial substrata set at the two points in the St.1 community. Numbers in parenthesis indicate individual density on the substrata.

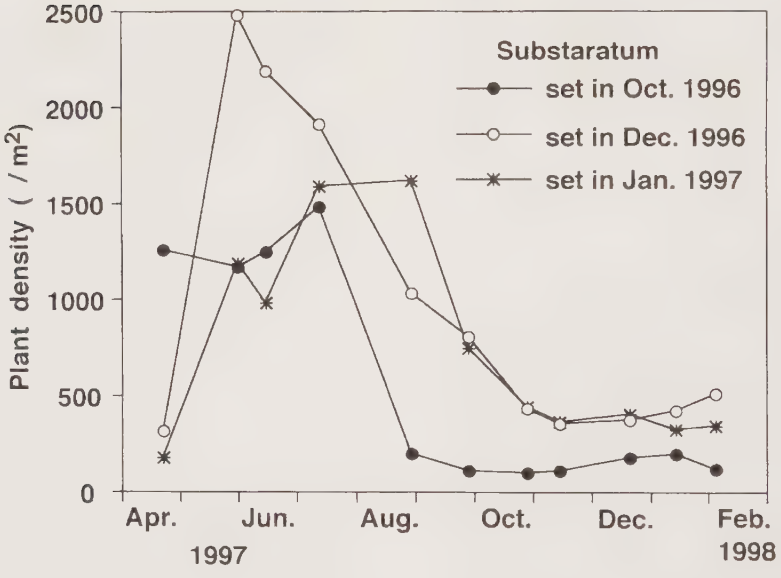


Fig. 43. Change in plant density of *S. horneri* naturally-colonized on the experimental substrata set at the 1 m depth at St. 1.

ほとんど変化せず，成熟する個体もほとんど無かった。また，9月以降は個体数もほとんど変化しなかった。一方，12月設置及び1月設置基質においては，9月には700-800個体 /m^{2}程度であった。これらの基質上のアカモクは，9月から10月にかけて急速な伸長を開始し，9月には全長が平均15cm 程度であったが，10月には80cm 程度にまで増加した。この間の減耗は比較的大きく，10月には両基質とも400個体 /m^{2}程度で，9月の半分程度であった(Fig. 43)。しかし，これ以降，成熟期にいたるまで両基質上の個体数にはほとんど変化が無かった。成熟期（11-1月）の全基質上の個体数は100-500個体 /m^{2}の範囲で，平均は310個体 /m^{2}程度であった。

湾口部の個体群における個体密度の季節変化

St.5の天然基質上におけるアカモクの個体密度の変化を Fig. 44に示す。1996年11月から1998年8月の調査期間において，1996年生世代（伸長期から枯死期ま

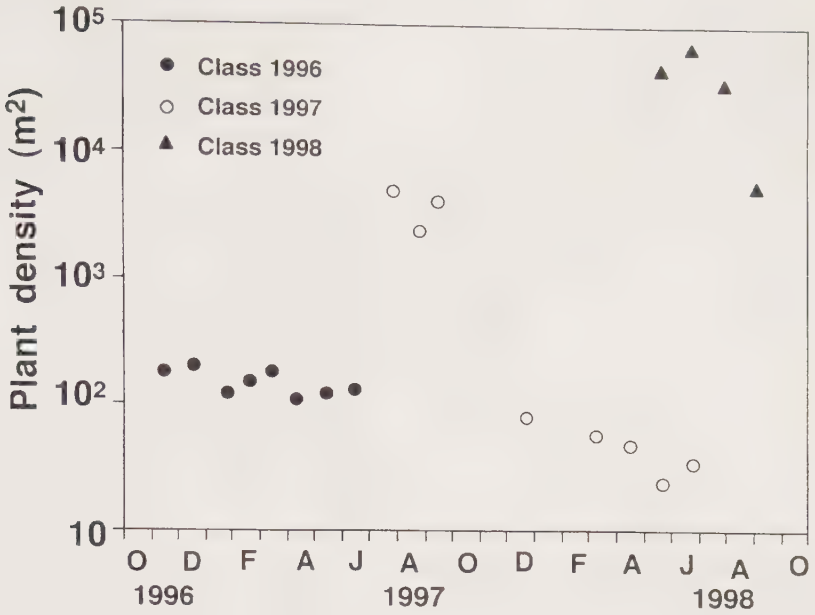


Fig. 44. Change in the plant density of *S. horneri* of each year class on the natural substrata at St. 5.

で），1997年生世代（初期成長期から枯死期まで），1998年生世代（初期成長期）の３世代のアカモクを観察することができた。1996年生世代は，1996年11月の調査時には，平均全長が30cm 以上に達し，すでに藻体の伸長期に入っていた。その時の密度は180個体/m²であり，個体群の成熟期の盛期である４－５月には120個体/m²で，この間の減耗は比較的緩やかであった（Fig. 44）。1996年生世代が流失した後発芽した1997年生世代の７月－９月の密度は，2,300-4,800個体/m²であり，この間の藻体の平均全長は，2.2cm（７月）から7.2cm（９月）であった。同年12月の調査時には，伸長期に移行しており，藻体の平均全長は44cm であったが，個体数も80個体/m²と，夏季から大きく減少していた（Fig. 44）。しかし，その後の減耗は比較的緩やかであり，翌年４月の成熟期には50個体/m²であった。続く５－７月には，1998年生世代の発芽体が，34,600-67,500個体/m²の高密度で観察され，７月の平均全長は２cm 程度であった。８月には平均４cm まで成長したが，個体密度は1997年世代の夏季の密度と同程度の，5,300個体/m²にまで減少していた（Fig. 44）。

考　察

アカモクは広島湾においては，水深０－２m の，漂砂の影響を比較的受ける場所に群落を形成することが多い（寺脇ら，1996，2001）。着生基質は大小様々な礫等であり，群落内の個体の分布はパッチ状であり，その分布は極めて不均一である。

今回の調査では，St.1においては人工的に設置した基質上の密度の変化から，またSt.5においては１年を通じて群落内部の最も濃密な成育の見られる基質を選び，その上の密度の変化から，個体群の個体数変化の季節的傾向を推測した。従って今回示した各時期における個体密度のデータは，必ずしも調査時における群落全体の平均的密度を示すものではなく，あくまでも適当な基質上における減耗の傾向を示すものと考えられる。

St.1における，幼胚を人工的に着生させた基質の実験では，12月25日に海中へ出した際の初期密度（185,000個体/m²）から，10日間程度で25-30％程度にまで減耗し，その後の２週間でさらに半数が流失したので，最初の１ヶ月程度で初期密度の10％程度にまで減耗したことになる。しかし，その後４月までの減耗は緩やかであり，４月下旬の密度は初期密度の５％程度であったので，１月下旬の密度からさらに半数の密度になるまでにおよそ３ヶ月を要した。Fig. 42に示したグラフの形状から，実験基質上の個体の減耗を次の３つの時期に分けることができる。すなわち，1）幼胚着生直後の減耗の大きい時期（12-１月），2）その後の減耗が比較的緩やかな時期（１－４月），3）再び減耗が大きくなる時期（４－９月）。これらの時期における基質上の個体の死亡率をTable 34に示す。着生した直後の幼胚の死亡率は最初の25日で87.5％と非常

Table 34. Mortality rate of each phase (identified from Fig. 42) and monthly (20－30 days) of *S. horneri* individuals planted as embryos on artifical substrata at St.1 during December 1994 to September 1995

Mortality rate of each phase			Monthly mortality rate		
Period	Days	Rate	Period	Days	Rate
			Dec. 25–Jan. 19	25	87.5
			Jan. 19–Feb. 7	20	16.8
Dec. 25–Jan. 19	25	87.5	Feb. 7–Mar. 8	29	26.9
			Mar. 8–Apr. 3	26	16.1
Jan. 19–Apr. 28	99	58.8	Apr. 3–Apr. 28	25	19.2
			Apr. 28–May 20	22	29.6
Apr. 28–Sep. 8	133	97.0	May 20–Jun. 12	23	42.0
			Jun. 12–Jul. 11	29	30.9
			Jul. 11–Aug. 9	29	44.7
			Aug. 9–Sep. 8	30	80.9

に大きく，それより長期の冬季（1－4月）の死亡率が58.8%と小さいことがわかる。この時期は水温が低く，個体の成長は緩慢であり，個体間の競合がほとんど無いこと，また後述するがSt.1では冬季も比較的静穏な環境が保たれ，減耗の要因となる物理的攪乱が小さいこと等が死亡率の低い要因であると思われる。またTable 34には，実験期間を20-30日の間隔に区切った場合の月間死亡率も併記した。観察の間隔が1ヶ月以上あいてしまう場合には，その期間は個体の死亡が均一に起こっていると考え，その期間を20 30日の間隔に等分してそれぞれの死亡率を求めた　これによると，死亡率は着生直後に極めて大きく，冬季は16-27%と比較的低く推移し，また5月以降水温の上昇とともに30-80%と再び高くなる傾向が明瞭である（Table 34）。

St.1において基質を設置し，自然に入植してきた個体を計数した実験においては，4月に初めて発芽体が基質上に観察され，5月から7月にかけて増えていった。従って，2－1節で観察したように，11月から1月の間に成熟母藻から落下した幼胚が，発芽し容易に肉眼で観察できるようなサイズ（全長1 cm程度）にまで成長するのには，かなりの長期間を要することが考えられた　それぞれの基質に入植してきたアカモクの死亡率の季節変化をTable 35に示す。7月以前は肉眼的に観察できるようになる個体が増えるので死亡率の把握は困難であり，7月以降のほぼ各月間の死亡率のみ求めた。基質間で若干時期に違いが見られるものの，7-10月まで死亡率が大きい傾向があった（Table 35）。高水温期に死亡率が高いという結果は，幼胚を基質に着生させて行った実験の結果と同様であった。また，St.1においては9月から10月にアカモク藻体が急速な伸長を開始するが，特に12月設置，1月設置の基質においては，同時期の死亡率が40%以上と大きく，藻体の大型化に伴い個体間の競合が激しくなることが示唆された（Table 35）。10月設置の基質においては，夏季（7－8月）の急激な減耗とともにその後の藻体の伸長が見られなかったが，同基質に起こったアナアオサの増殖（次節参照）が，アカモクの減耗と成長に影響を与えたと考えられた。また10月以降は，どの基質上においても，死亡はほとんど起こらず，成熟期終盤の1月まで個体数は変わらなかった（Table 35, Fig. 43）。この時期の個体密度は，すでに個体間の干渉が生じるレベルよりも低く，個体間競合がほとんど無いものと思われる

St.5のアカモクの減耗過程は，Fig. 44に見られる個体密度の変化から，1）初期成長期（6－8月），2）初期成長期から伸長期への移行期，あるいは伸長期前期（9-10月），3）伸長期の中期から成熟期（11月－5月）に分けることができると考えられる。6月に観察された個体はすでに十分肉眼的なサイズ（およそ2 cm）になっており，それ以前にやはりSt.1と同様着定直後の幼胚の大きな減耗が起こっているものと思われる。St.5における上記の3つの時期の死亡率をTable 36に

Table 35. Monthly mortality rate of *S. horneri* individuals naturally settled on artificial substrata set at different seasonal timing at St.1

Period	Mortality rate on the substratum set in Oct. 1996	Dec. 1996	Jan. 1997
Jul. 11 – Aug. 26	86.5	45.9	0
Aug. 26 – Sep. 24	44.5	22.6	54.1
Sep. 24– Oct. 24	10.0	45.8	40.3
Oct. 24– Nov. 10	0	17.9	17.5
Nov. 10– Dec.16	0	0	0
Dec.16–Jan.8	0	0	19.5

示す。

St.5における個体群の，春季の成熟期終了後，天然基質上に肉眼で観察された幼体数は，1997年７月に4,800個体 /m^2，1998年７月には35,000個体 /m^{2}と，年により極めて大きな差があった。しかし，1998年は夏季の初期成長期に大きな減耗が起こり，６－８月の死亡率は92.1％であった（Table 36）。特に７－８月の減耗が大きく月間死亡率は85％であり，1998年８月の個体数5,300個体 /m^{2}は，1997年７月の個体数（4,800個体 /m^2）と似通っていた。1997年は成熟期直後の６月のデータを取得できなかったことを考慮すると，1997年生世代においても６月の発芽直後にはやはり数万個体 /m^{2}の個体数が観察され，その後７月までの間に急激に減耗した可能性は否定できない。従って，St.5においては，夏季の初期成長期において，基質への着生及び発芽直後の高密度（数万個体 /m^2）は，１－２ヶ月の比較的短期間に数千個体 /m^{2}程度，すなわち10％程度にまで減少すると考えられる。さらに夏季に数千個体 /m^{2}いた幼体は，秋から冬に同地のアカモクが伸長期に入り，藻体の全長が急速に増加するに伴って，11-12月の密度100-200個体 /m^{2}まで減少し，この時期の死亡率は98％以上になった（Table 36）。その後，冬季から春季の成熟期までは，St.1と同様に個体数はほぼ安定的に維持される。この間の死亡率は1996年生世代で32.6％，1997年生世代で69.5％であり（Table 36），1997年生世代が高いように感じられるが，これは成熟終盤の４－５月の月間死亡率が48.6％と高いためで，それを除く12-４月の月間死亡率は10-17％程度であった。

アカモク個体群の個体密度の変化については，松島湾において調べられている（谷口，山田，1988）。それによると，発芽体が観察される８月から秋にかけ個体数が増加し，最高170個体 /m^{2}程度になるが，その後藻体の急速伸長が開始されるとともに50個体 /m^{2}前後に急減し，その後は比較的安定している。海域の違いによる季節の違いはあるものの，個体群における個体数の変化の傾向は，今回の観察結果と似通っていた。ただし，今回の観察におけるSt.5の自然群落で観察した個体密度は，谷口，山田（1988）の報告における個体密度と比較しかなり高密度であった。この違いの原因としては，谷口，山田（1988）がランダムサンプリングを行い，群落の平均的密度を求めたのに対し，今回の実験においては，減耗の傾向をつかむために，毎調査時に比較的高密度の生育が見られる基質を選択して計数を行ったためと考えられる。また，このような「高密度」の基質上には，大型個体の「下草」として，個体間競合に敗れたと思われる枯死しつつある個体や，茎が下部で切断された個体が多数存在した。このような個体も計数したことが，比較的高密度の結果になった要因であったと考えられる

Table 36. Mortality rate of each phase (identified from Fig. 44) of *S. horneri* individuals on the matural substrata at St.5 during November 1996 to August 1998

Class	Period	Days	Mortality rate
1996	Nov. 14 – May 12	179	32.6
1997	Jul. 24 – Sep. 11	49	14.8
	Sep. 11 – Dec. 15	95	98.1
	Dec. 15 – May 14	150	69.5
1998	Jun. 16 – Aug. 26	71	92.1

海藻類の個体群の生態学的研究において，生殖細胞が着定し，発芽する過程における減耗についてはほとんど知見が無く，個体群の減耗の追跡も，多くは藻体が肉眼で観察できる程度に育ってから始められている（中原，1983a，1983b）。海中におけるホンダワラ類の発芽体や幼体の観察例では，鹿児島県において基質上に投入されたヤツマタモク母藻の半径５m以内に，約10万個体の発芽体が観察され，10×10cmの枠取り調査を行ったところ，局所的に5,200個体 /m^{2}の高密度の分布が見られている（新村，1983）。また，長崎県においては，アカモクの移植母藻の半径50 cm以内の礫上に60,000個体 /m^{2}の発芽体が観察されている（吉田，1977）。ホンダワラ類の幼胚は，遊泳力を持たず，大型で比較的重いと考えられるため，海水流動による輸送が大きくなければ，母藻直下もしくは極めて近傍に高密度に着生する（吉田，1977）。しかし，本研究での散布密度と幼胚の着生及び生残率の予備実験から，高密度ほど着生と生残の結果は悪かった。散布密度の大きい実験区においては，幼胚同士の仮根が着生しあい，まとまって剥離する現象も観察された。限界密度以上の個体が存在するとき，少しの衝撃で一度に大量の個体が流失する「自己間引き」現象が海藻類においても報告されている（中原，1984b）。

幼胚が発芽して以降の減耗の要因として，「自己間引き」以外にも様々な要因が知られており，藻食魚類やウニ等による採食の影響（吉田，西川，1974；新村，1983），着生基質の反転等物理的攪乱による死亡（名畑ら，1981），沈降物の被覆による死亡（Chapman and Fletcher, 2002）等が報告されている。今回の実験においては減耗の要因については検討していないが，両個体群においては，初期成長期，特に発芽初期における多くの発芽体の脱落，及び藻体全長が急速に増加し

始める伸長期の初期の急激な減耗，さらに伸長期以降は比較的安定し，成熟，枯死期まで個体数はほぼ一定であること等，共通点も観察された。伸長期初期に生じた大きな減耗は，藻体の急速な伸長に伴い個体間における光をめぐる競合関係が激しくなることにより起こると考えられる。ヤツマタモクにおいては，幼胚から成体までの生残率は１％以下（新村，1983）と想像されている。今回のSt.1の生育地においては，幼胚を着生させた基質上の個体数変化の結果（９月まで）と，設置基質に自然入植してきたアカモク個体数変化の９月以降の結果とを合わせ，生残率は基質に着定し発芽した個体の0.10％程度と推測した。また，St.5においては，発芽体が高密度で出現した1998年の５－７月の平均密度49,000個体 /m^2を，着定した幼胚が発芽し肉眼で観察できるようになった時点の密度と見なし，St.1で観察した幼胚～肉眼的になるまでの間の死亡率約90％を適用して，成熟期（1997年及び1998年４月）の平均密度（77個体 /m^2）から，生残率は着定し発芽した個体の0.02％程度と思われた。

St.1の個体群においては，発芽初期の脱落を除いては，初期成長期の間の減耗が比較的緩やかであるのが特徴的であった。広島湾奥部に位置するSt.1は，冬季の季節風による風波からも隠蔽されて静穏な環境が保たれ，またウニ類等の大型の藻食性動物も存在せず，被食圧は低い。初期成長期における減耗は一般的に大きいとされているが（中原，1983b），St.1の生育環境においては，冬季から春季に及ぶ長い初期成長期においても比較的高い生残率が保たれるため，同所における群落成立が可能となっていると考えられる。

４－２　生育地におけるアカモク群落の形成実験
－Ⅰ．広島湾奥部におけるアカモク及び他海藻の入植特性－

アカモクは１年生の種類であり，群落が毎年維持されていくためには，幼胚の着生基質への入植が確実に行われ，その後の生残・成長が保障されなければならない。しかし，着生基質が他の海藻種に占有されていれば，幼胚の入植の成功率は下がるであろうし（中原，1984c），また入植・発芽後も，他の海藻類の被覆を受ければ成長が抑制されることも考えられる。このような，基質上の空間を巡る競合等，他の海藻種との相互関係が，群落の維持・形成に影響を及ぼしている可能性がある。

本節及び次節においては，広島湾奥部（St.1），及び湾口部（St.5）のアカモクの天然群落内に季節ごとに実験基質を設置し，その上におけるアカモクを含む海藻類の入植とその後の植生の変化の様子を２年以上にわたって観察した。谷口（1996）やSerisawa *et al.*（1998）の報告では，時期をずらして海底に基質を設置し，その上の植生変化の過程を追跡・比較することにより，その場所における海藻類の入植時期等の生活史特性，及び競合を含む海藻類の相互関係が明瞭になっている。本研究においても同様の手法を採用し，時期を変えて設置した基質上のアカモクの群落形成の様子から，他種海藻類との相互関係等について考察を加え，生活史の異なるアカモク個体群のそれぞれの群落成立の生態学的背景を明らかにする。

本節においては，アカモクが秋季から冬季に成熟する広島湾奥部（St.1）における実験の結果について述べる。なお，本実験で設置した基質上に入植したアカモクの個体数の変化は前節で述べた通りである。

材料と方法

実験基質を設置したのは，St.1（大野；Fig. 7）のアカモクの天然群落の中である。同地においては人工護岸のマウンド上に海藻群落が形成されている。その植生の特徴については寺脇ら（1998）に記載されており，アナアオサやマクサ等の小型紅藻類が潮間帯や漸深帯の浅所に生育し，水深０－１ｍのマウンドを構成する積み石や，その下部の砂泥底上の礫等を着生基質として，アカモク，タマハハキモク等のホンダワラ類が点生する。

1996年６月からほぼ毎月，建材ブロック（縦40×横20×高さ10cm）を２基ずつ隣接させ，現場海底の水深１ｍの砂泥底上に設置した。設置したのは，1996年６月，７月，８月，９月，10月，12月，1997年１月，２月，３月，４月，５月の計11回である。設置後，1998年２月まで，１ヶ月に１回，その後は1999年２月まで２ヶ月に１回，潜水により設置基質の上面（40×40cm）に出現した全ての海藻類の種類と被度とを記録した。実験場所は波静かな海域であり，実験中の基質の波浪による移動や反転は起こらず，安定していた。

結　果

基質の設置後，その上には常時浮泥の沈積が観察されたが，海藻類の着生が大幅に阻害されることは無かった。また基質上には海藻類以外にも，マガキやイタボガキ類，カンザシゴカイの仲間等の固着動物類も入植したが，海藻類の入植とその後の成長に対する阻害要因にはならず，全ての実験基質上で海藻の群落が形成された。

実験期間中に，基質上に出現した海藻類の総種数

は，緑藻類６種，紅藻類36種，褐藻類11種の合計57種であった（Table 37）。１回の調査において観察された総種数は，1996年６月の実験開始以後，設置した基質数が増えていくとともに徐々に増加し，ほぼ１年後の1997年５月に最高の24種を記録した後は，15-24種の間で推移した。出現種数は，冬季から春季に多く，夏季から秋季に減少する傾向があった（Table 37）。

設置月の異なる11区の基質のうち，１つ以上の区において最高被度が１度でも50％を超えた種類は，アナアオサ，マクサ，ミゾオゴノリ *Gracilaria incurvata*，イバラノリ *Hypnea charoides*，フクロノリ *Colpomenia sinuosa*，ワカメ *Undaria pinnatifida*，アカモク，タマハハキモクの計８種であった（Table 37）。これら以外にも，冬季から春季にかけてシオミドロ科 Ectocarpaceae の１種が，また秋季から冬季の始めに群体性の付着珪藻類が，基質上の海藻類の上に着生して増殖し，時にはそれらを覆い尽くして被度100％に達することがあり，後述するが被覆を受けた海藻類の生育を阻害する現象が観察された。その他，ボウアオノリ *Enteromorpha intestinalis*，スジアオノリ *E. prolifera* を含むアオノリ類，ジュズモの１種 *Chaetomorpha sp.*，シオグサの１種 *Cladophora sp.*，フダラク *Grateloupia lanceolata*，オキツノリ *Ahnfeltiopsis flabelliformis* 等が，被度25％を超えた（Table 37）。ホンダワラ類についてはアカモク，タマハハキモクに加えてノコギリモクが出現した。ノコギリモクについては，実験場所近傍域の群落より幼胚の自然供給があったものと思われるが，入植後間もなく消失し，基質上で生育することは無かった。

以下，設置月の異なる11区の基質のそれぞれについて，実験期間中優占した（被度50％以上）海藻類とアカモクの推移について記述する。

６月設置基質

６月設置の基質には，設置後まもなくアナアオサ（Fig. 45），ミゾオゴノリ（Fig. 46），マクサ（Fig. 47），タマハハキモク（Fig. 48）等の入植が見られた。最初に50％以上を占めたのはタマハハキモクで，幼体の出現に伴って９月まで被度が少しずつ増加した（Fig. 48）。しかし，その後幼体はほとんど成長せず被度は減少し，翌春までに消失した（Fig. 48）。アナアオサとミゾオゴノリは１年目の冬から徐々に被度が増加し，それぞれ５月及び３月，４月の春季に被度50％を越えたが，その直後減少に転じた（Figs. 45, 46）。アナアオサとミゾオゴノリは２年目には被度は低く推移し，アナアオサはその後優占種となることはなかったが，ミゾオゴノリは３年目の２月に再び優占種となった（Fig. 46）。一方，マクサの被度はゆっくりと増加していき，２年目から３年目にまたがる４月-８月に優占種となった（Fig. 47）。アカモク（Fig. 49）は１年目の春に発芽体が若干観察されただけであった

７月設置基質

７月設置の基質上には，設置後まもなくミゾオゴノリの入植が認められた。ミゾオゴノリの被度は冬から増加し，１年目から２年目にまたがる５月-７月に被度は100％に達した。その後秋には被度は減少するが，12月以降再び増加し，翌年６月まで優占した（Fig. 46）。冬以降被度が増加し，優占種になったのは３年目も同様であった。一方，７月設置の基質にはアナアオサ(Fig. 45)やマクサ(Fig. 47)も常時観察されたが，実験期間を通じていずれも被度は低く抑えられた。アカモクは１年目の春に発芽体が若干観察されただけであった（Fig. 49）。

８月設置基質

設置後まもなくアナアオサ，ミゾオゴノリ，マクサの入植が見られた。１年目の冬からアナアオサの生育が著しくなり，２月-７月の間，被度がほぼ100％を占めた（Fig. 45）。２年目の８月以降，アナアオサは流失し，その後実験期間中常に藻体が観察されたが，被度は低かった。アナアオサが優占している間，マクサとミゾオゴノリの被度は低かったが，マクサは２年目の２月から被度が増加し，その年の６月-８月に50％に達し，その後減少した（Fig. 47）。その直後の冬に，マクサに入れ替わるようにミゾオゴノリの被度が増加した（Fig. 46）。設置後２年が経過した夏から，基質に前年の11-12月に入植したと考えられるアカモクの幼体が観察されるようになり，続く冬に被度50％になった（Fig. 49）。また同時期にワカメの生育も観察された（Fig. 50）。

９月設置基質

優占種の変化の傾向は８月設置基質と似通っていたが，実験期間中アカモクの出現は観察されなかった。設置後まもなく，アナアオサ，マクサ，ミゾオゴノリが入植し，１年目の３月-７月にはアナアオサが100％になった（Fig. 45）。２年目以降はアナアオサからマクサ，ミゾオゴノリの紅藻類へ優占種が交代した。２年目の冬からマクサが増加し，翌８月に被度60％に達したが（Fig. 47），その直後の秋以降マクサは減少し，それに代わり続く冬にはミゾオゴノリが50％を占めた（Fig. 46）。

Table 37. Coverage change of seaweeds which appeared on the experimental substrata at St.1
Each datum indicates the maximum in the coverages of the all substrata settled every months, from June 1996 to May 1997 except November 1996. +:5% and below; *:5-25%; △:25-50%; ○:50-75%; ◎:75-100%
On Feb. 1999, only main species were investigated.

	1996					1997								1998											1999
	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Feb.	Apr.	Jun.	Aug.	Oct.	Dec.	Feb.
Chlorophyta																									
Enteromorpha intestinalis	*						+			*	△	*									+	+			
E. prolifera							+	△	△	△	△											+			
Ulva pertusa		+	+	+	+	△	◎	◎	◎	◎	◎	◎	◎	△	*	*	+	+	+	*	+	*	*	+	△
Chaetomorpha sp.						+				*	△	+	+												
Cladophora sp.		+	+	+	+	+	+	+		+	+	*	△	+				+		+			+		
Bryopsis sp.				+	*	+	+							+								+			
Rhodophyta																									
Porphyra suborbiculata						+	+																		
Porphyra sp.								+												+					
Corallinaceae sp. (Crustaceous species)			+		+	+	+	+	+	+	+	*	+	*	+	+	*	*	*	*	+	+	+	*	
Gelidium elegans		+	+	+	+	+	*	*	*	*	*	*	△	△	*	*	*	△	△	◎	○	○	△	△	+
G. pusillum						+	+	+						+											
Halarachnion latissimum															+	+			+	+	+			+	*
Chondracanthus intermedius												+		+	+	+	+	+	+	+					
C. tenellus																	+	+		+					
Chondrus ocellatus							+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	*	*	*	*	+	*	+	+	
Grateloupia filicina							+			+		+							+	+	+		+	+	
G. imbricata						+	+	+	+	+	+	+				+	+		+						
G. lanceolata						+	*	*	△	△	+		+	+	+	+	+	+	+	*	*	+	+	+	+
Prionitis crispata												+		+											
Hypnea charoides																		+				○	*	+	
Ahnfeltiopsis flabelliformis					+		+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	*	△	+	+	+	
Schizymenia dubyi																	+	+							
Solieria tenuis						+																			
Gracilaria incurvata		+	+	*	*	○	○	◎	◎	◎	◎	◎	△	△	△	△	○	◎	○	◎	◎	△	*	○	◎
G. bursa-pastoris			+	+		*	*	+	*	*	*			+	+		*			*		+	+		
G. chorda				+	+			+			+		*			+		*	*		*				
Gracilaria sp.			*					+		+	*	*		*	+										

(Rhodophyta)																									
Lomentaria catenata					+		+	+		+			+	+	+	+	+	+	*	+	*		*	+	*
L. hakodatensis																					+	*	+		
Ceramium sp.											+					+	+		*	*	+				
Heterosiphonia pulchra																			+			+			
Acrosorium flabellatum															+										
A. polyneurum																		+							
Heterosiphonia japonica										+															
Martensia fragilis					+																	+	+	+	
Chondria dasyphylla								+	+												+				
C. crassicaulis													+												
Laurencia sp.									+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					
Leveillea jungermannioides										+											+	+	+		
Neorhodomela munita																		+							
Polysiphonia sp.				+		+			+	*							+	+		+				+	
Symphyocladia marchantioides																								+	
Phaeophyta																									
Ectocarpaceae sp.				+			△	△	◎	*	*									◎	◎				◎
Dictyopteris latiuscula																								+	
Dictyota sp.																					+		*		
Colpomenia sinuosa					+	+	+	+	△	○	*	+	+				+	+	+		+	+		+	
Petalonia sp.									+																
Scytosiphon lomentaria								+	+	+	+														
Chorda filum							+																		
Undaria pinnatifida																								+	○
S. muticum	+	*	△	*	+	+	+	+			+	*	○	○	○	△	○	◎	◎	◎	○	+	*	+	
S. horneri								+	+	*	*	△	△	○	◎	◎	◎	◎	◎	△	+	+	△	◎	◎
S. macrocarpum		+	+																			+	+	+	
Total number	2	6	9	10	12	16	21	22	17	24	22	18	15	18	16	16	19	21	19	21	22	21	20	21	10*

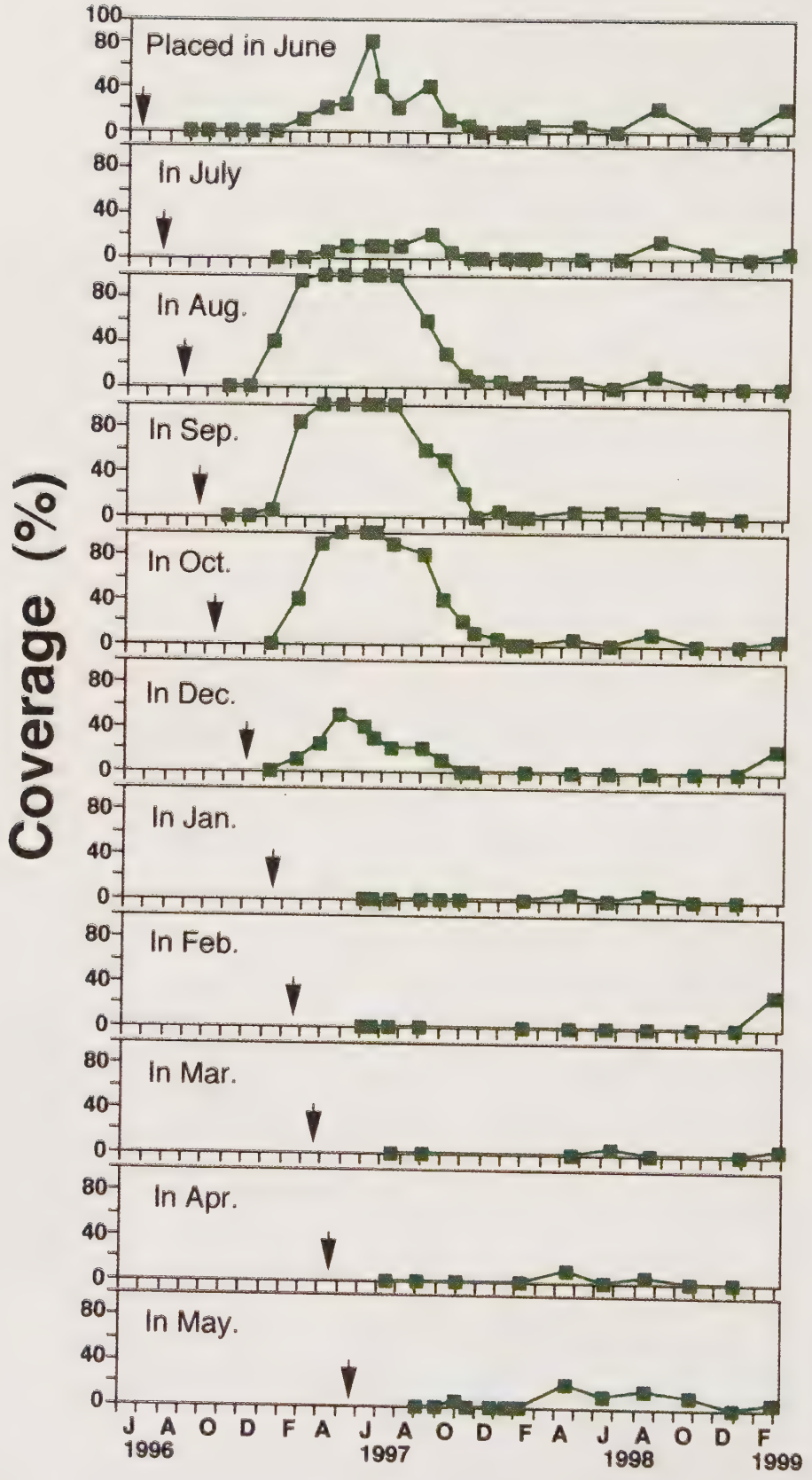


Fig. 45. Change of the coverage of *Ulva pertusa* on the experimental substrata which were placed in the various seasons at St. 1. Arrows indicate the timing of the placement of the substrata.

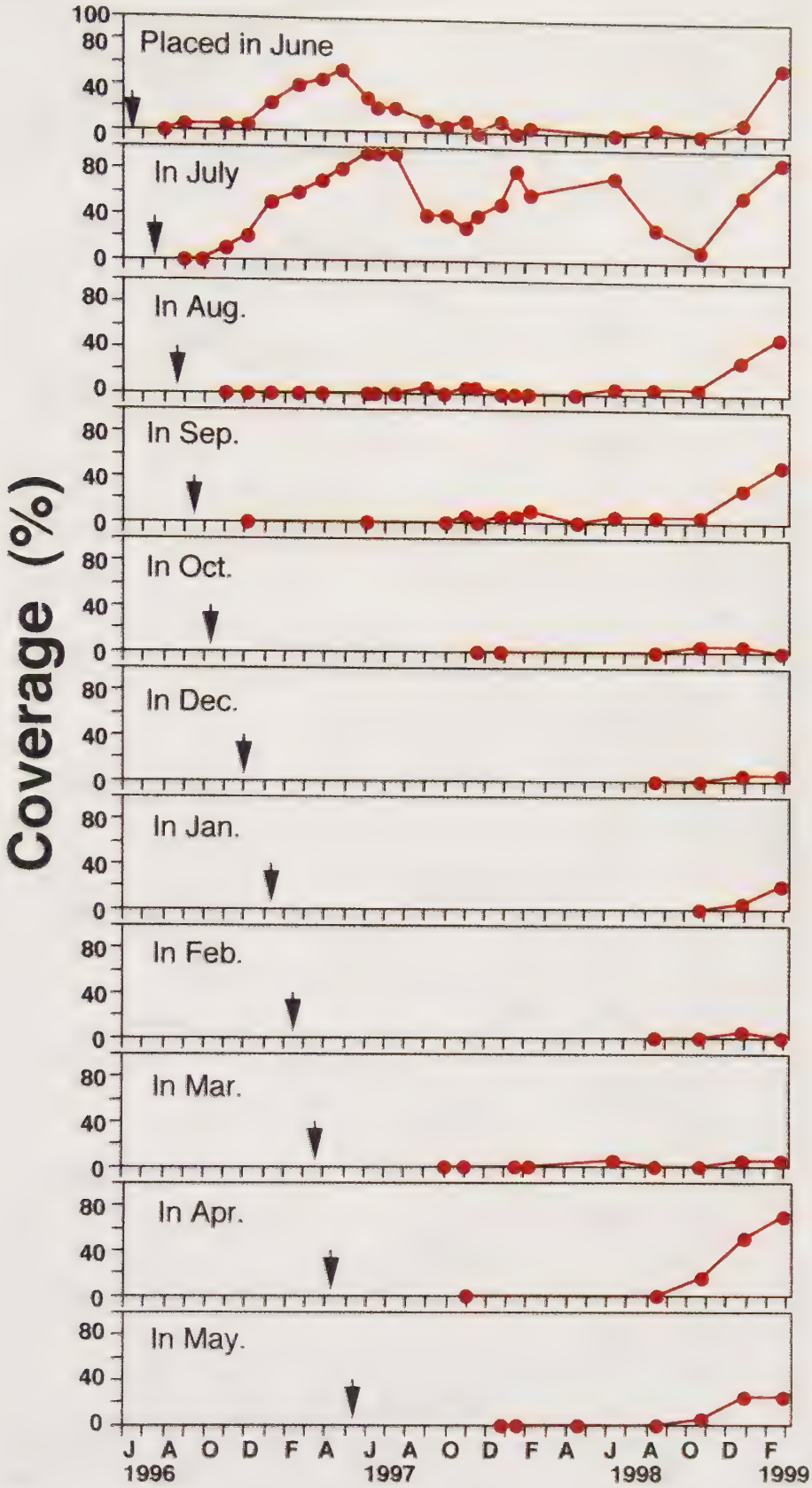


Fig. 46. Change of the coverage of *Gracilaria incurvata* on the experimental substrata which were placed in the various seasons at St. 1. Arrows indicate the timing of the placement of the substrata.

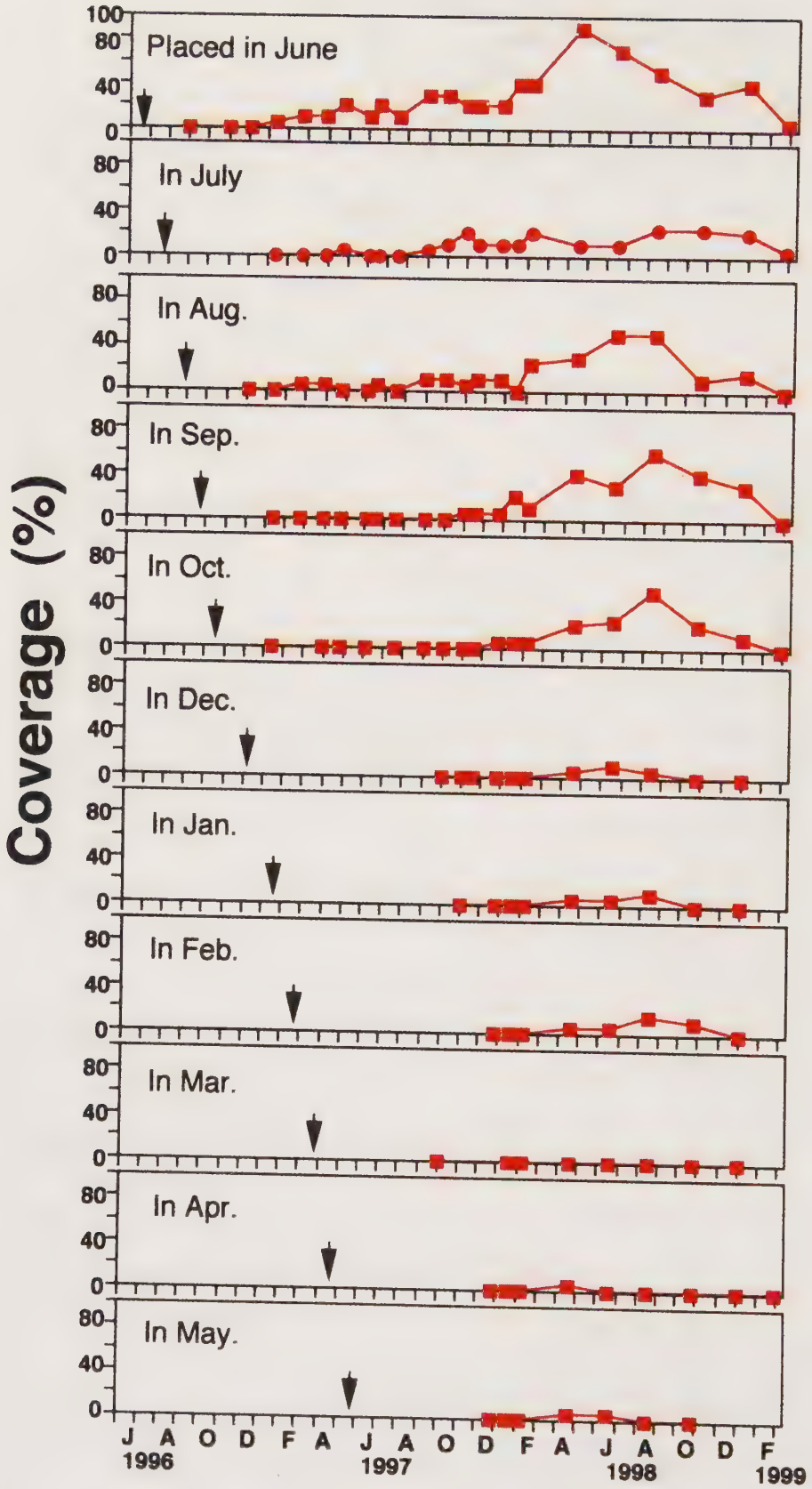


Fig. 47. Change of the coverage of *Gelidium elegans* on the experimental substrata which were placed in the various seasons at St. 1. Arrows indicate the timing of the placement of the substrata.

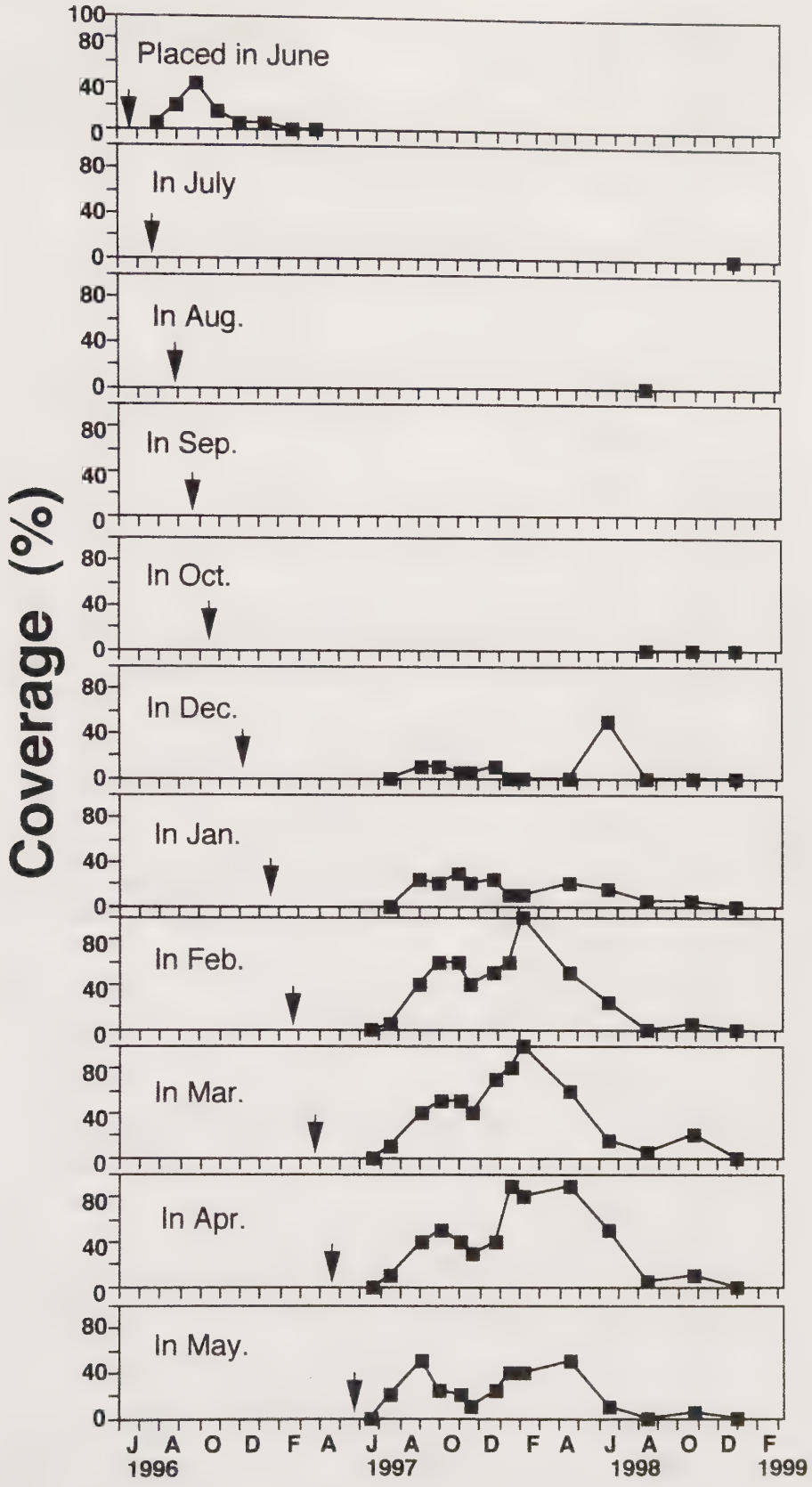


Fig. 48. Change of the coverage of *Sargassum muticum* on the experimental substrata which were placed in the various seasons at St. 1. Arrows indicate the timing of the placement of the substrata.

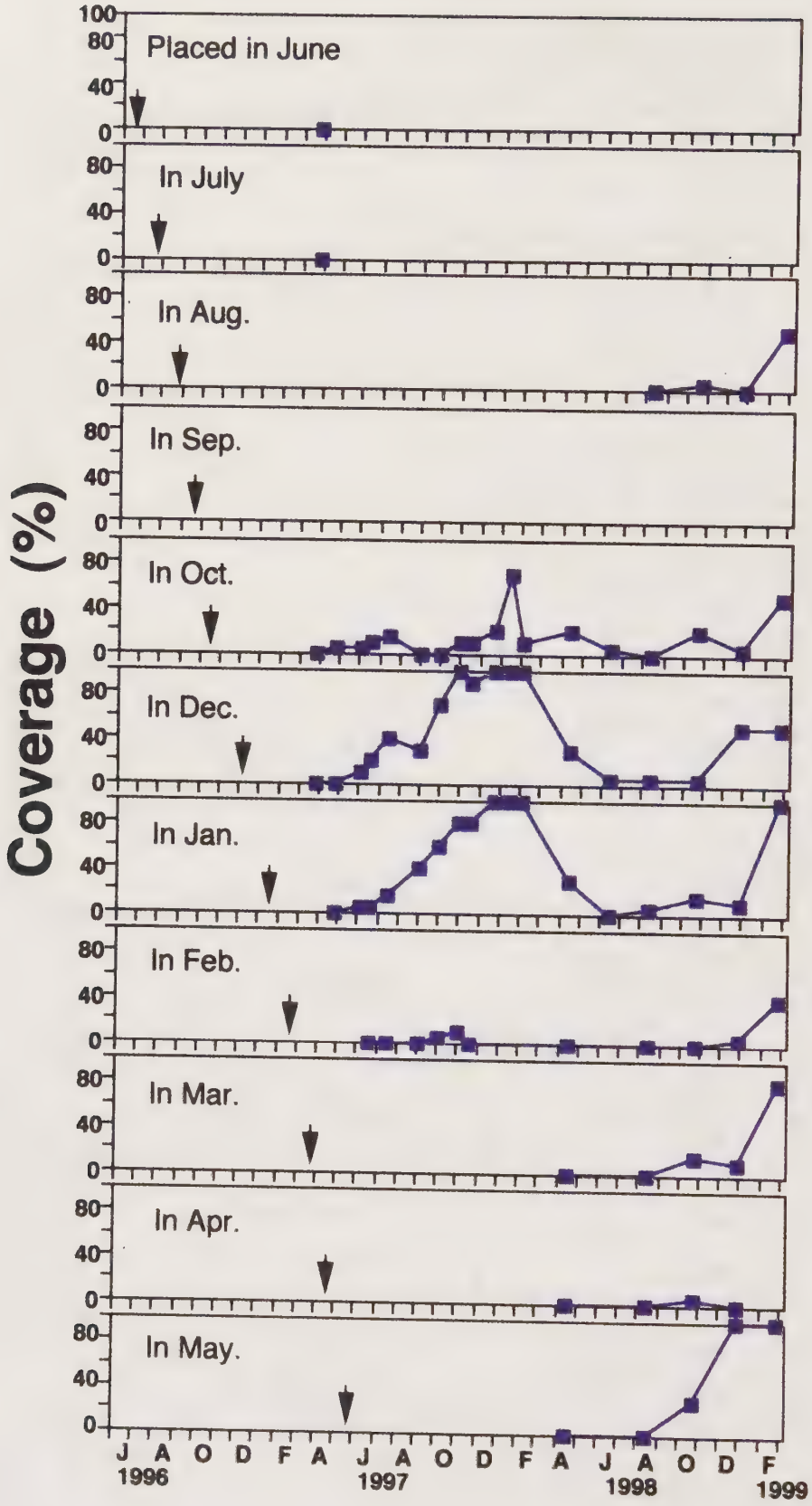


Fig. 49. Change of the coverage of *Sargassum horneri* on the experimental substrata which were placed in the various seasons at St. 1. Arrows indicate the timing of the placement of the substrata.

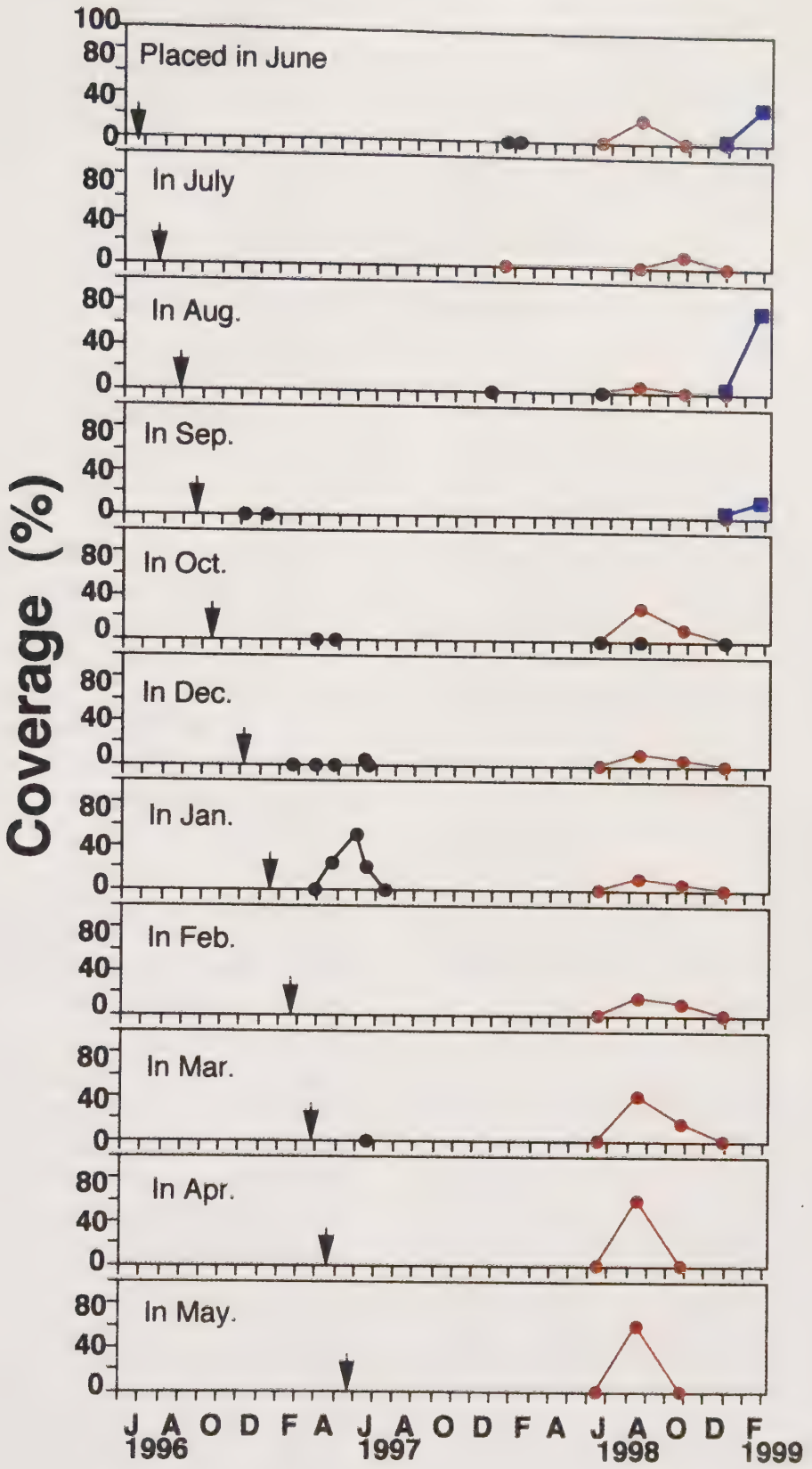


Fig. 50. Change of the coverage of *Colpomenia sinuosa* (●), *Undaria pinnatifida* (■) and *Hypnea charoides* (●) on the experimental substrata which were placed in the various seasons at St. 1. Arrows indicate the timing of the placement of the substrata.

10月設置基質

設置後まもなくアナアオサ，ミゾオゴノリ，マクサの入植が観察されたが，1年目の4月には，設置直後に入植したと考えられるアカモクの幼体も観察された。1年目の4月-7月にはアナアオサが基質のほぼ全面を覆ったが（Fig. 45），アナアオサが流失した直後の冬にはアカモクが優占種になり，1月に被度70%になった(Fig. 49)。1月以降アカモクは流失したが，直後の春には再び次世代の幼体が観察された。しかし，同時期にマクサの被度も増加し，続く8月に50%になった（Fig. 47)。同時期のアカモクの生育は必ずしも良好ではなく，その直後の冬季の最大被度は50%に留まった（Fig. 49)。

12月設置基質

設置直後にアナアオサの入植が見られたが，生育は良くなく，被度は4月に50%に達した後，減少した（Fig. 45)。4月には設置直後に入植したと考えられるアカモクの幼体が観察され，秋にかけて被度は着実に増加し，10月-1月にはほぼ100%になった（Fig. 49)。1月以降アカモクは流失し，被度は減少したが，直後の春には再び幼体が観察された。本基質上の2世代目のアカモクの生育は必ずしも良好ではなく，最大被度は次の12月にようやく50%であった（Fig. 49)。設置1年目の夏にはタマハハキモクの幼体も観察されたが，その後の秋・冬を通じて被度は増加せず，翌年6月にようやく50%であった（Fig. 48)。ミゾオゴノリ（Fig. 46)，マクサ（Fig. 47）の入植は遅れ，それぞれ1年目の9月，及び2年目の8月に幼体が観察され，実験期間を通じて被度は低く抑えられた。

1月設置基質

1月設置基質上の植生変化は12月設置基質上の結果とよく似ていた。設置直後の春にはアカモクの幼体が観察された。「第1世代」の生育は順調で，それに伴って被度も増加し，設置後1年目から2年目にまたがる11月-1月に被度は100%に達した。2世代目についても次の冬に，被度100%に達した（Fig. 49)。1世代目のアカモクが出現した直後の夏にやはり，タマハハキモクの幼体が見られたが，実験期間を通じて被度が大幅に増加することは無かった（Fig. 48)。アナアオサ（Fig. 45)，ミゾオゴノリ（Fig. 46)，マクサ（Fig. 47）についても被度は常に低く抑えられた。フクロノリが設置直後の春に短期間のみ出現し，5月に被度50%に達し，その後速やかに消失した（Fig. 50)。

2月設置基質

2月設置基質においては，直後の6月にアカモクとタマハハキモク両方の幼体が観察された。アカモクがほとんど被度を増加させずに冬までに消失した（Fig. 49）のに対し，タマハハキモクは順調に被度を拡大させ，翌年2月には被度100%に達した（Fig. 48)。両者の違いは，基質を設置した時期にはアカモクの成熟が終盤にあったのに対し，タマハハキモクの成熟は設置後であったため，幼胚の入植量が異なっていたためと考えられる。その直後の4月には，タマハハキモクはシオミドロ科の1種に藻体全体を覆われ，被度は急落していた。タマハハキモクはその後も藻体が残存したが，被度は回復することなく，2年目の12月には消失していた（Fig. 48)。

3月設置基質

タマハハキモクが2月設置基質上と同様の出現傾向を見せ，設置直後の6月に幼体が見られ，次の2月に被度100%になり，1年目の優占種となった（Fig. 48)。その後の4月にはやはりシオミドロ科の1種の被覆を受け被度は急落し，2年目の12月までに消失した。アカモクは設置時には成熟がすでに終了していたため1年目の入植は見られず，2年目の4月に始めて幼体が観察され，その冬の2月に被度90%になった(Fig. 49)。

4月設置基質

タマハハキモクが2月及び3月設置基質上と同様の出現傾向を見せ，1年目の優占種となったが，2年目に入った4月以降被度は急落し，その冬までには消失した（Fig. 48)。2年目の4月にはやはりアカモクの幼体が見られたが，アカモクは生育することなく，冬までに消失した（Fig. 49)。替わりに，1年目の秋から幼体が見られていたミゾオゴノリの被度が2年目の秋から増加し，その直後の冬に優占種となった（Fig. 46)。その他の優占種では，2年目の4月にイバラノリが一時的に被度60%になった（Fig. 50)。

5月設置基質

設置直後にタマハハキモクの幼体が観察されたが，被度は伸び悩み，ほぼ1年が経過した4月に50%を記録したのを最後に低下し，2年目の冬までに消失した(Fig. 48)。アカモクは設置後ほぼ1年が経過した4月に幼体が観察され，夏以降順調に被度が増加し，12月以降は100%となり，2年目の優占種となった（Fig. 49)。その他の優占種では，設置ほぼ1年後の4月にイバラノリが一時的に被度60%になった（Fig. 50)。

考　察

まず，本結果より，設置基質上に出現した優占種（被度50％以上）について，それぞれの出現特性を考察する。

アナアオサ

アナアオサは全ての基質上において，設置直後から遅くとも2-3ヵ月後には出現し，また実験期間を通じてほぼ周年にわたって藻体が観察された。従って，アナアオサの胞子は周年にわたって供給され，常時入植しているものと考えられる。しかし，アナアオサが優占できるのは，夏から秋に設置した基質上の，しかも1年目のみに限られており，後述する多年生紅藻類やホンダワラ類の被度が増加した後は，基質上に藻体が散見されるだけで被度が増加することはなかった。8月-10月に設置した基質においては，設置して1-2ヶ月後の，まだほとんど着生面が空隙となっている基質上でアナアオサの発芽体が観察され，冬季に急速に成長し，翌春から夏にかけて被度100％になった。その後藻体は急速に流失し，2年目以降は優占種の座をマクサやミゾオゴノリ等の紅藻類に譲った。後述するが，これらの紅藻類は，繁茂するアオサ藻体の下部に，すでに「下草」として入植している場合が多かった。また，6月及び7月設置の基質のように1年目からミゾオゴノリと競合し，時には成長しきれない場合（7月設置基質）もあった。冬から春に設置した基質上においては，1年目からホンダワラ類が優占し，アナアオサの被度は常に低く抑えられた（Fig. 45）。

ミゾオゴノリ

ミゾオゴノリは，6月-9月設置の基質においては，設置後まもなく幼体が観察されたが，10月以降に設置された基質においては幼体の出現は，次の秋（3月-5月設置基質）もしくは設置後およそ1年経過後の夏-秋（10月-2月設置基質）と大幅に遅れた。この結果より，ミゾオゴノリの胞子の供給は主に春から初秋の比較的長期間起こっているものと思われた。6月及び7月設置基質においては，ミゾオゴノリは1年目から優占種となった。特に7月設置基質においては，被度は冬から春に増加し，夏に最大になった後，秋に減少するという季節消長を繰り返した。また8月，9月設置の基質においては，ミゾオゴノリはやはり設置直後に入植し，急速に成長したアナアオサの下草として1年目の被度は極めて低く，また2年目は同じ紅藻類のマクサが優占して被度はやはり低かったが，3年目の冬から被度が増加し，優占種となった。また4月設置基質においては，優占種となるのが遅れたが，これは1年目同時期に入植したタマハハキモクが優占したためである。しかし，繁茂したタマハハキモクの下部にすでにミゾオゴノリの藻体が出現しており，タマハハキモクが消失した直後の冬から，それに代わり優占種となった。ミゾオゴノリは根部越年性の多年生海藻であり（片田，1963），一度形成された優占群落は比較的安定的に維持されることが考えられる（Fig. 46）。

マクサ

マクサの幼体は，6月-10月設置の基質においては，設置直後の秋から冬に発芽体が観察され，12月-5月に設置された基質においては，次の秋から冬に発芽体が観察された。従って入植は夏から秋の間に起こっているものと考えられた。マクサはいずれの基質においても，急速に被度を増加させることは無かったが，6月-10月に設置した基質においては，1年目はアナアオサ（6月，8-10月設置基質）とミゾオゴノリ（7月設置基質）が優占したが，マクサの幼体はそれらの先行種の「下草」として存在していた。1年目からミゾオゴノリが優占した7月設置基質においては，その後もマクサの被度は低かったが，1年目にアナアオサが優占した基質においては，アナアオサが流失した後の冬に被度が増加し，翌春から夏に優占種となった。マクサもミゾオゴノリと同じく多年生の紅藻である（片田，1963）が，冬から春に増加して夏に最大になり，秋に減少するという被度の季節変化もミゾオゴノリと同様であった。2年目にマクサが優占した基質上においては，3回目の冬にはマクサの被度の増加は見られず，代わりにミゾオゴノリの被度が増加し，優占種の座を交代する傾向が観察された。ホンダワラ類が優占する12月-5月設置の基質においては，入植は観察されたものの，実験期間を通じて被度は大きく増加することはなかった（Fig. 47）。

タマハハキモク

本調査地ではタマハハキモクは春に成熟する（吉田，未発表）。6月及び12月-5月に設置した基質上においては，1年目の夏にタマハハキモクの幼体が観察されたが，被度100％もしくはそれに近い群落を形成できたのは，成熟盛期（5月）の3ヶ月程度前から直前にあたる2月-4月に設置した基質のみであった。アナアオサや紅藻類が優占する6月設置の基質上では成体になる以前に流失し，アカモクが優占する12月，1月設置の基質上では被度の増加は抑えられた。また1年目のアナアオサに引き続き，ミゾオゴノリ・マクサの多年生紅藻が優占した7月-10月設置の基質上では，

幼体の出現もほとんど観察されず，競合種や先行種の存在する基質上では群落を形成できないことが示唆された。

本調査地においては，春先にシオミドロ科 sp. が増殖し，4月には基質上の海藻類を覆った。同時期に最も藻体が大型化するタマハハキモクにおいては，シオミドロの被覆を受けた藻体が衰退するのが観察された。シオミドロ類はその後急速に流失したが，衰退したタマハハキモク藻体においては，観察した限り生殖器床の形成は認められなかった。その後，夏には茎部の残存した個体が基質上に観察されたが，成長することなくやがて消失し，2年目の群落形成は観察されなかった（Fig. 48）。

アカモク

ほとんどの基質上においてアカモクの幼体は4月以降に観察された。しかし，最も早く優占群落が形成されたのは，同地におけるアカモクの成熟期に設置された12月，1月設置の基質上であり，ともに設置ほぼ1年後に被度100％の優占群落が形成された。これらの基質においては2年目にもアカモクが入植し，1月設置の基質においては2年目にも再び被度100％の群落が形成された。一方，10月及び2月設置の基質上においても，設置直後の春に幼体が観察されたが，10月設置基質上においては1年目にはアナアオサが，また2月設置基質上ではタマハハキモクが優占し，アカモクは十分な成長を達成できなかった。またこれらの基質上に2年目にもアカモクが入植したが，被度は50％を超えなかった。

2月-5月設置の基質においては，設置後1年が経過する冬季から春季にタマハハキモクが優占したが，タマハハキモクは翌冬までに衰退し，代わってアカモクが優占種になる場合（3月，5月設置基質）と，ミゾオゴノリが優占する場合（4月設置基質）があった。1年目もしくは2年目からマクサ・ミゾオゴノリの紅藻類が優占する6月-9月設置の基質においては，アカモクの入植は阻害される傾向があり，唯一8月設置の基質において，3年目の冬にアカモクの生育が見られたが，被度は50％程度に留まった（Fig. 49）。

その他の優占種

その他，実験期間中に基質上で被度50％以上に達したのは，イバラノリ，フクロノリ，ワカメであるが，これらのほとんどが1年のある時期にのみ，いくつかの基質上において一時的に優占したのみであった。フクロノリは，1月設置の基質上で設置直後の春に，一時的に生育が見られた。イバラノリについては3月-5月設置基質において，1年目に優占したタマハハキモクが衰退しつつある夏季に一時的に出現した。ワカメについては，ミゾオゴノリの優占する設置3年目の冬の6月，8月，9月設置基質上に出現した（Fig. 50）。

我が国においては，海藻類の生活形をその寿命や体の高さ・形状等により分類し，植生遷移の法則性について論じた片田（1963）の総説を皮切りに，現地海底を裸地化したり実験基質を設置したりして，その後の海藻植生の形成や遷移過程を追跡した研究は比較的多い（綿貫，山本，1988；山田ら，1992；Ohno, 1993；芹沢，大野，1995；谷口，1996；Serisawa *et al.*, 1998；Terawaki *et al.*, 2000）。その中で山田ら（1992），谷口（1996）は，片田（1963）等の報告を参照して，実験基質上に出現した海藻類の生活形を，殻状海藻・小型1年生海藻・小型多年生海藻・大型1年生海藻・大型多年生海藻の5型に分類した。これらの報告を参照して，本研究における上述の優占種8種を生活形ごとに分類してみると，小型1年生（アナアオサ，イバラノリ，フクロノリ）・小型多年生（ミゾオゴノリ，マクサ）・大型1年生（アカモク，タマハハキモク，ワカメ）の3形であった。タマハハキモクは多年生である（Deysher, 1984）とされているが，本調査地では群落は2年目には発達せずに消失したこと，また瀬戸内海のタマハハキモクは1年生であることが示唆されている（Terawaki *et al.*, 2000）ことから，大型1年生に分類した。

今回のおよそ3年間の実験期間中の各基質の植生の変化を優占種の生活形の変化でとらえてみると，(1)小型1年生から小型多年生もしくは小型多年生と大型1年生の混成（6月，8月-10月設置基質），(2)期間を通じて小型多年生（7月設置基質），(3)期間を通じて大型1年生（12月-3月，5月設置基質），(4)大型1年生から小型多年生（4月設置基質），と，基質の設置時期により多様であった。

他海域における実験基質上の植生遷移については，外海に面した土佐湾において行われた Serisawa *et al.* (1998) の研究がある。この研究においては，2ヶ月ごとに実験基質を設置し，その後の植生の遷移の様子が追跡されている。その結果，基質上の植生の変化の様子はその設置時期によって異なるが，どの基質においてもおおむね殻状のサンゴモ類（Melobesioideae）から短命な1年生のクロガシラ類（*Sphacelaria sp.*）等を経て，最終的には多年生のホンダワラ類が優占した。また，谷口（1996）は牡鹿半島において，水深ごとに実験基質を設置し，その上に季節別に裸地を設け，植生の遷移を観察している。その結果，水深1m の転

石域と4mのアラメ群落域では，裸地を与えた時期に関わらず，殻状海藻から，フクリンアミジ *Dilophus okamurai* を中心とする小型多年生海藻が優占し，さらに大型多年生のアラメの入植も観察された。

これらの他海域における結果と比較して，広島湾奥部で行われた本研究における基質上の植生遷移の特徴として，殻状海藻や大型多年生海藻を欠き，アナアオサを中心とする１年生の小型海藻と，アカモク・タマハハキモク等の１年生の大型海藻の出現の比重が大きいことがあげられる。また，基質の設置時期により植生遷移のパターンが大きく異なり，実験基質を設置して２−３年経過後も，マクサやミゾオゴノリの多年生の小型海藻類が優占する基質と，１年生のアカモクが優占する基質とが混在していた。これは寺脇ら(1998)にある同調査地の漸深帯における自然の植生とよく似通っていた。

基質への入植については，それを設置した時期に生殖細胞を放出している海藻が最も有利となる（中原，1986；谷口，1996)。本研究において，アカモク，タマハハキモクのホンダワラ類は，その成熟期もしくはその直前に供給された基質上でのみ群落を形成し，アナアオサやミゾオゴノリ等先行種の存在する基質上では生育できなかった。特にマクサやミゾオゴノリ等の多年生の小型紅藻類が安定的に群落を形成した場合，ホンダワラ類の生育は長期にわたって阻害された。これは，先行するこれらの種類により基質が占有されているため，幼胚の入植が制限されることと，入植に成功しても冬季に成長するこれらの紅藻類に長期間上部を覆われてしまうため，生育が不可能となっている可能性が考えられた。一方，マクサやミゾオゴノリ等の多年生の紅藻類は，他海藻に隠蔽された環境下においてもゆっくりと成長できると考えられ，一度形成された群落は比較的長期にわたり安定的に維持されるとともに，１年生の海藻類が繁茂する基質においても，時間の経過とともに優占種の座を取って代わることができると思われる。今回の研究はおよそ３年間で終了したが，実験を継続した場合，最終的に小型紅藻類の優占する基質がさらに増えた可能性が考えられる。

このように，本調査地におけるアカモク・タマハハキモクの１年生ホンダワラ類と多年生小型紅藻類の間には，着生基質をめぐる競合関係が存在し，長期的には小型紅藻類が有利と考えられる。しかし，小型紅藻類のマクサ・ミゾオゴノリとも秋季には被度が減少し，特に同時期に成熟期を迎えるアカモクにとって，入植のチャンスは必ずしも皆無ではない。また，この時期に何らかの理由により新しい着生場所が供給されれば，すでに成熟を終了したこれらの小型紅藻類の入植も大幅に遅れるので，少なくとも１年目にはアカモクの生育が可能である。自然条件下での新しい着生場所の供給機構として，波浪等による天然の基質の反転や，漂砂等の物理的要因による剥ぎ取り・被食等による先行種の排除が挙げられている（新井，1988)。今回の調査地は年間を通じて静穏で，またウニ等大型の藻食性動物も欠いているが，先行種の枯死・流失等何らかの理由による着生基質の供給が小規模ながら常に起こり，点生ながらアカモクの群落が成立しているものと考えられる。

一方，同地におけるタマハハキモクの個体数には極めて大きな年変動が見られる（吉田，未発表)。タマハハキモクの成熟時期は春季であるが，４月にはシオミドロの一時的な増殖が起こり，タマハハキモクの藻体は被覆を受け衰退した。その後，観察した限り生殖器床の形成は確認できなかった。突発的な被覆による光量不足のため藻体が衰退したものと考えられるが，同地においては基質をめぐる競合に加え，春季のシオミドロ類の増殖により群落の再生産が不安定で，個体数に大きな年変動があるものと思われる。

４−３　生育地におけるアカモク群落の形成実験 −Ⅱ．広島湾口部におけるアカモク及び他海藻の入植特性−

本節においては，アカモクが春に成熟する広島湾口部の調査地において，群落内に時期別に実験基質を設置してアカモクを含む海藻類の入植特性を調べ，アカモク群落の維持・形成の生態学的背景を明らかにする。

本節における調査地である屋代島伊保田（St.5；Fig. 7）地先においては，水産庁南西海区水産研究所を中心として，様々な形状の藻礁を用いたガラモ場の造成および造成後の生物い集効果などを解明することを目的とした生態研究が行われてきた（吉川，1985, 1987；松永ら，1992；山本ら，1999；Terawaki *et al.* 2000)。研究はその後，瀬戸内海区水産研究所に引き継がれ，すでに20年以上継続している。本調査地における海藻植生や天然のホンダワラ類群落の生態等は，吉川，月舘（1987)，寺脇ら（1996）により報告されている。

材料と方法

本実験において，実験基質を設置したのは，２−１節で調査を行ったアカモク群落の内部である。前述したように，調査地である伊保田は屋代島の北岸に位置し，特に冬季に北西からの季節風によって引き起こさ

れる風波にさらされることが多い。沿岸道路の整備に伴なって形成された傾斜護岸の下部から砂質の海底が続き，その上に大小様々な礫が沖合い距離20–30m，水深0－2mの範囲に集積し，アカモクの着生基質になっている。群落内にはトゲモク，ジョロモク等の混成も若干見られるが，ほぼアカモクの純群落が毎年形成されている。成熟期である春季の干潮時には，大きく育ったアカモクの藻体が水面にたなびき，アカモクの生育帯においては，水面における被度でほぼ100%になる。群落内の小型海藻による「下草」の植生は貧弱である。

1998年6月から1999年4月まで，ほぼ2ヶ月おきに実験基質(縦50cm×横50cm×高さ5cm)を2基ずつ，アカモクの生育帯である水深1.0–1.2mの礫の間の砂底上にランダムに設置した。各月設置の基質は，識別のために側面をペンキで異なる色に塗り分けた。基質設置後，潜水により不定期に基質上に出現する海藻類の種類および被度を調べた。潜水調査を実施したのは，1998年8，9，10，11月，1999年2，4，7，9月，2000年1，3，6，9月，2001年4月の計13回であった。各月に設置した2つの基質のうち，特定の1基について調査を行い，もう1基については予備とした。

結　果

前節の実験場所である湾奥部の大野においては，基質として用いたブロックは，ほぼ3年間の実験期間の間反転したり移動したりすることなく，極めて安定していた。しかし，本調査地においては，実験期間中に設置基質の移動や反転，紛失が頻発し，湾奥域との物理的環境の相違が示唆された。

まず，設置した基質のうち，2月設置の基質の1基が反転（1999年4月の調査時）していた他，6月設置の基質の1基が徐々に砂に埋没していった。さらに，2001年4月の調査時には，10月および4月設置の基質を2基とも紛失し，データを取得することができなかった。これ以外にも，砂底上に直接設置した基質が礫の上に乗って浮いていた等，基質の移動がひんぱんに観察された。このような，disturbanceの頻度は冬季に多かった。この時期は，北西からの季節風により風波が引き起こされる頻度が増え，特に基質を設置した浅い水深帯においては，その影響を受けやすかった。なお，天然の基質においても同様の現象が起こっていたので，実験基質においては紛失等でデータ取得が不可能でない限り，観察を続行した。

1998年6月に最初の基質を設置してから，2001年4月までのおよそ3年の間に，全ての基質上で観察された海藻類をTable 38に示す。出現した海藻類は緑藻類5種（アオノリ類 *Enteromorpha* spp.は複数種含むが1つとする），紅藻類19種，褐藻類は17種であった。褐藻類のうちでもホンダワラ類は，アカモク，タマハハキモク，ウミトラノオ *Sargassum thunbergii*，ヒジキ *S. fusiforme*，ヤツマタモク *S. patens*，マメタワラ *S. piluliferum*，トゲモク，ノコギリモクの8種類が出現した。固着動物ではフジツボ類が少量（被度にして5%以下）のみであった。

基質はどの時期に設置したものでも設置直後，珪藻類や，イギス類 *Ceramium* sp.，イトグサ類 *Polysiphonia* sp.，クロガシラ類 *Sphacelaria* sp.等の微小な短命海藻の入植が見られ，これらの種類はほぼ調査全期間を通じて出現した。しかし，これらの種類の被度は極めて小さく，その他の出現した海藻類においても，後述する数種類の優占種を除いて，小型の藻体が少量見られる程度であった。基質表面には薄い砂の被覆が被度20–100%の範囲で常に見られた。調査期間中に基質のいずれかにおいて1度でも被度が25%を超えたのは，アナアオサ，アオノリ類，ソゾの1種 *Laurencia* sp.，殻状のサンゴモ類 Corallinaceae の1種，ウミウチワ *Padina arborescens*，ウミトラノオ，ヒジキ，アカモク，シオミドロ科の1種のみであった（Table 38）。このうち，シオミドロ科の1種とアオノリ類については，それぞれ2000年6月および2001年4月にアカモクの藻体上に着生し，被度50%以上に達するのが観察されたものであり，またサンゴモの1種も一時的に若干の広がりを見せることはあったが，基質を覆い尽くすことはなかった。基質に直接着生し，直立した群落を形成したのはアナアオサ，ソゾの1種，ウミウチワ，ウミトラノオ，ヒジキ，アカモクの6種類であった。

以下，各月に設置した基質上の植生の変化について，上記の主要な6種類の出現の様子を中心に記述する（Fig. 51）。

6月設置基質

1998年6月に設置した基質上においては，設置直後の夏から秋にウミトラノオ，ヒジキ及びアカモクの幼体が観察された。ウミトラノオ，ヒジキについては，いずれも数個体が生残して冬から春に成長し，ウミトラノオの被度は翌年の春から夏に50%に，またヒジキの被度は春に30%に達した後，ともに成熟後直立部の流失により被度は減少した。ウミトラノオは1年目と同一の藻体が2年目以降も基質上に残ったが，被度は低く推移し，3年目の2000年10月を最後に消失した。ヒジキも1年目の個体が残存し，加えて毎年秋季に新

Table 38. Coverage change of seaweeds which appeared on the experimental substrata at St. 5. Each datum indicates the maximum in the coverages of the all substrata settled every two months. + : 5% and below; ＊ : 5-25%; △ : 25-50%; ○ : 50-75%; ◎ : 75-100%

	1998			1999				2000					2001
	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Feb.	Apr.	Jul.	Sep.	Jan.	Mar.	Jun.	Sep.	Apr.
Chlorophyta													
Enteromorpha spp.	+	+		+	＊	+	+	+		+	＊	+	○
Ulva pertusa			+	+	○	◎	○	+	+	+	+		
Cladophora sp.							+						
Codium fragile											+	+	
Bryopsis sp.					＊				+	+		+	+
Rhodophyta													
Amphiroa zonata			+	+	+	+	+	＊	＊	＊	+	＊	+
Jania adhaerens								＊				+	
Corallinaceae sp. (Crustaceous species)			+	△	+		+		+	△	+		
Gelidium elegans						+					+		+
Gloiopeltis furcata			+										
Chondracanthus teedii					+	+					+		+
Hypnea charoides				+			＊	+	+	+	+	+	
Ahnfeltiopsis flabelliformis				+						+	+		+
Plocamium telfairiae										+	+		
Gracilaria incurvata			+		+	+	+				+		+
Gracilaria sp.				+						+			
Lomentaria catenata			+		+	+				+			+
L. hakodatensis							+						+
Ceramium sp.	+	+					+					+	
Laurencia okamurae						+	+						
Laurencia sp. 1					+	+	△	+	+	+	+		
Laurencia sp. 2		+		＊	+	+			+		+	+	+
Polysiphonia sp.	+		+		+		+	+			+	+	+
Symphyocladia marchantioides					+	+			+	+	+	+	+
Phaeophyta													
Ectocarpaceae sp.											◎		
Sphacelaria sp.	+	+											
Dictyota sp.			+				+		+		+		+
Padina arborescens			△	△	○	○	○	+	+	+	+	+	△
Colpomenia sinuosa	+	+	+	+	＊	+	+		+	+	+	+	+
Hydroclathrus clathratus					+						+		
Petalonia sp.					+					+	+		
Cutleria multifida					+	+							+
Chorda filum						+					+		
Sargassum fusiforme	+	+	＊	△	△	△		△	+	＊	+	△	
S. horneri	+	+	+		+		△	○	◎	◎	◎	△	◎
S. macrocarpum													+
S. micracanthum										+	+	+	
S. muticum	+	＊					+	+		+	＊	＊	
S. patens								+				+	
S. piluliferum										＊			
S. thunbergii		+	△	＊	△	△	△	＊	+	+		+	
Total number	8	9	13	12	20	17	18	13	14	21	26	18	18

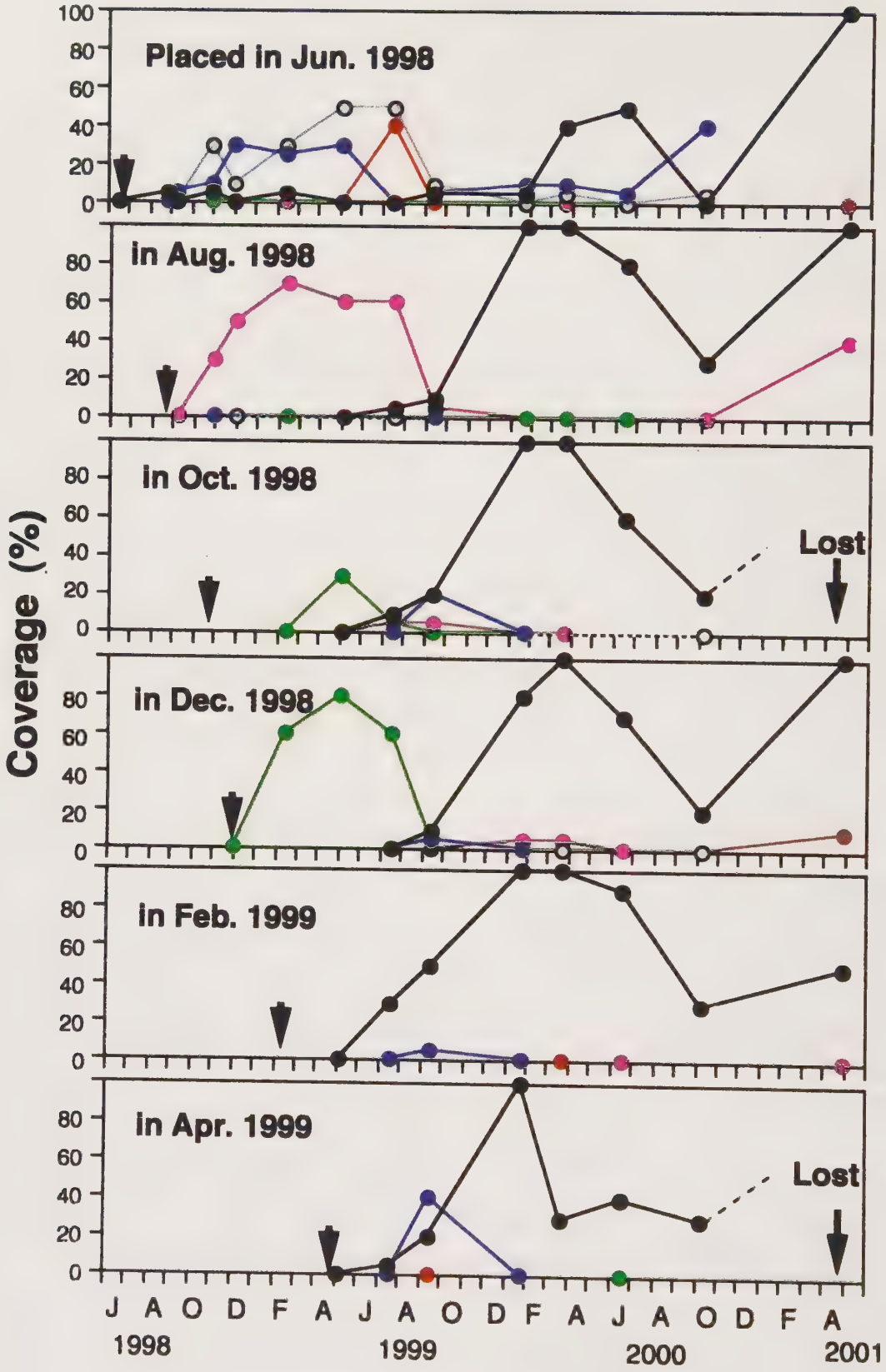


Fig. 51. Change of the coverage of the six dominant species on the experimental substrata which were placed in the various seasons at St. 5. Arrows indicate the timing of the placement of the substrata. *Sargassum horneri* (●), *S. fusiforme* (●), *S. thunbergii* (●), *Padina arborescens* (●), *Laurencia* sp. (●), *Ulva pertusa* (●)

生の幼体も出現し，2000年10月には被度40％まで回復したが，やはりそれを最後に基質上から消失した。1年目に出現したアカモクの幼体はほとんど成長せず，1年目の被度は低いまま推移し，そのまま流失した。2年目の1999年7月にもアカモクの幼体が観察され順調に成長し，翌年の2000年6月には成熟藻体により被度50％になった。この成熟藻体が流失した直後に，基質上には再び多数の幼体が認められた。幼体は秋以降成長し，翌春の2001年4月には被度100％になった。その他の種類では，2年目の1999年7月に，ソゾの1種が一時的に被度40％を記録したが，速やかに消失した（Fig. 51）。

8月設置基質

1998年8月設置基質においては，秋にはヒジキ・ウミトラノオの幼体も見られたが，極めて短期間に流失した。1年目にはこれらの代わりにウミウチワが優占した。ウミウチワは，設置直後に入植が見られ，冬にかけて成長し，1999年2月から7月にかけて被度60％程度になった。夏以降，ウミウチワは消失したが，その後2001年4月には再び被度40％まで増加した。アカモクの入植は設置1年目には観察されなかったが，2年目の7月には多数の幼体が観察された。アカモクは秋から順調に成長し，2000年1月-3月には被度100％に達した。アカモクは成熟終了後流失したが，3年目に入った2000年10月にも多数の幼体が観察され，2001年4月には再び被度100％に達した（Fig. 51）。

10月設置基質

1998年10月設置の基質においては，裸地の状態が長期間続いた。1999年4月にアナアオサが被度30％で出現した。しかし，次の調査時（1999年7月）にはほぼ流失していた。アカモクは8月設置基質と同じく，1999年の7月に幼体が出現した。秋以降の成長は順調であり，2000年2月には被度100％に達した。春に成熟した個体が流失した後，次世代の入植は着実に行われ，2000年9月には若い個体が基質上に多数確認されたが，2001年4月には設置した2基とも紛失しており，植生のデータを取ることができなかった（Fig. 51）。

12月設置基質

設置直後の1999年2月に，基質上にアナアオサの生育が認められ，2月-7月の間被度60％以上を維持したが，7月以降消失し，その後は小型の個体が散見されるのみで，裸地が大部分を占めた。8月，10月設置基質と同様，1999年7月に多数のアカモク幼体が認められた。入植個体の生育は順調であり，翌2000年3月には被度100％に達した。次世代の入植も着実に行われ，2000年9月には幼体が多数認められて，2001年4月には再び被度100％に達した（Fig. 51）。

2月設置基質

設置後しばらく裸地状態が継続したが，5ヵ月後の1999年7月にはアカモクの幼体が被度30％で観察された。アカモクは順調に生育し，2000年1月-3月には被度100％に達した。次世代の入植も着実に行われ，2000年9月にはやはり幼体が被度30％を記録した。しかし，2001年4月の被度は，他の時期に設置したものより低く50％程度に留まった（Fig. 51）。

4月設置基質

設置直後にアカモクの入植が認められ，7月に多数の幼体が観察された。アカモクは順調に生育し，2000年1月には被度100％に達したが，個体の流失により3月には被度は急落していた。しかし，次世代の入植は着実に行われ，2000年9月には幼体が被度30％で出現した。しかし，2001年4月には設置した2基とも紛失しており，植生のデータを取ることができなかった。その他の海藻類では，1999年9月にヒジキの幼体が被度40％で出現したが，直後の調査（2000年1月）には消失していた（Fig. 51）。

考　察

本実験の結果は，前節の広島湾奥部（大野，St.1）で行った実験の結果と大きく異なっていた。前節においては，「優占」の基準を基質上の被度で50％以上に設定したが，本節においてはプレート上に出現する種数が少なく，また全体的に被度も低目であったので，25％に引き下げた。しかしそれにもかかわらず，基準を満たす優占種（基質上に直接直立群落を作らないアオノリ類やサンゴモ類は除く）は6種のみであった。アカモク以外の優占種においては，優占種として出現できる期間が極めて短く，しかも優占できる基質も特定の設置月のものに限定されていた。その他の基質にも出現は観察されたが，他の非優占種同様，生育することなく速やかに基質上から消失した。前節の大野においては設置した基質は常に何らかの海藻により覆われていたが，今回の現場ではアカモクの繁茂期とそれ以外の優占種が優占する短い期間を除いては，裸地が基質上の基面において50％以上のままの期間が長かった。

前節同様，山田ら（1992），谷口（1996）を参照し，優占種の6種をその生活形で分類してみると，小型1

年生海藻（アナアオサ，ウミウチワ，ソゾの１種），大型１年生海藻（アカモク），大型多年生海藻（ウミトラノオ，ヒジキ）の３形となった。

前節の調査地である大野においては，夏から秋に設置した基盤において速やかにアナアオサが入植し，冬から夏の比較的長期間被度100％となったが，本実験においては12月に設置した基質上においてのみ，４月にようやく被度80％に達した。また，ウミウチワ，ソゾの１種にしても似たような出現特性を示したが，これらの優占期間は極めて短期間であった。しかし，これらの小型１年生海藻の幼体は，イトグサ類やクロガシラ類の微小な短命海藻と同様，多くの基質において比較的高い頻度で出現した。

前節の大野において群落を形成したマクサやミゾオゴノリ等の多年生小型紅藻類についても，時折幼体は確認されたものの，基質上に群落を形成することは無かった。またヤツマタモク，トゲモク，ノコギリモク等の多年生のホンダワラ類についても，冬から春の成熟期終了後幼体の入植が確認されたが，多くは生育することなく短期間のうちに消失した。例外的に６月設置の基質上において，ヒジキ，ウミトラノオが入植し，比較的長期間生育した。ヒジキ，ウミトラノオはともに潮間帯に群落を作る種類であるが，実験を行った場所の比較的近傍に両種の群落があり，ともにアカモクより少し遅れた夏季に成熟することから，６月設置の基質においては比較的多数の幼胚の入植があったものと思われる。両種とも根部からの再生により藻体が多年生的に維持されるため，６月設置基質上では１年経過後も藻体が残存し，最大で10数 cm 程度まで成長した。しかし，結局両種とも，３年目にアカモクが群落を形成するとともに消失した。出現した海藻類の中では，唯一アカモクのみが入植後も順調に生育し，群落を形成した。従って，設置基質上では１年生のアカモクが安定的に群落を更新しながら維持できる何らかの機構が作用していたものと考えられる。

前節において述べたように，我が国においては，漸深帯における海藻類の植生構造や，海底に設置した人工基質上の植生遷移について比較的多くの知見が得られている（綿貫，山本，1988；山田ら，1992；Ohno, 1993；芹沢，大野，1995；谷口，1996；Serisawa *et al.* 1998；Terawaki *et al.*, 2000）。１年生のアカモクは，アラメ・カジメ類や多年生ホンダワラ類を極相とする大型海藻類の遷移系列の中では，ワカメやホンダワラ等とともに最も初期に出現する種類であり，毎年群落が形成されるのは，多年生の種類が生育しづらい物理的な攪乱のある環境であるとされている（今野，1985；新井，1988）。今回の調査域においては，天然の岩礁上におけるホンダワラ類の着生位置の特性が，寺脇ら(1996)により調査されている。それによると，アカモク等の１年生のホンダワラ類の，基質上の着生面の海底砂面からの高さ（比高）は，多年生の種類よりも低く，漂砂の影響をより受けやすい環境である。この知見を元に，Terawaki *et al.*（2000）は海底砂面からの高さに変化をつけることで，植生の制御を行なうことを目的とした階段型形状藻礁を考案した。春季に同藻礁を沈設し，植生の変化を観察したところ，水深1.5m に設置した藻礁では，比高の低い（６-18cm）基面で，短命海藻のシオミドロ類から１年生ホンダワラ類へと植生が変化し，その後は１年生ホンダワラ類の群落の更新が繰り返されたのに対し，比高の高い（48cm）基面では，シオミドロ類から１年生ホンダワラ類へ，さらに多年生ホンダワラ類に植生が変化した。この研究においては，基質上の砂の被覆の観察も行なわれ，水深と基質の高さにより漂砂による物理的影響の大きさが変わり，１年生ホンダワラ類が維持される基面では漂砂の影響が比較的大きいことを明らかにしている（Terawaki *et al.*, 2000）。

今回の実験で設置した基質上では，短期間１年生の小型海藻が生育することがあるものの，１年生のアカモクの群落が繰り返し形成されたので，Terawaki *et al.*（2000）が設置し観察した基質と同様の機構が作用していたものと考えられた。実験期間を通じて，設置基質表面には常に砂の被覆があり，また繁茂するアカモクの下部には他の海藻類の生育は見られず，基質の表面は空隙になっていることが多かった。砂には，着生した海藻の生殖細胞や発芽体を覆ったり，研磨により剥離させる効果があり（Devinny and Volse 1978；新井，1988），「下草」を排除するように作用するものと考えられる。また，アカモクが繁茂してからは，その林冠により底層に到達する光が減少するため，他の海藻の生育がますます困難になると予想される。このように，繁茂するアカモクの下には新しい着生面が用意され，成熟期に落下した幼胚の入植の成功率が高くなるものと思われる。

砂による排除効果は，入植したアカモクの幼体にも同じように作用し，大きな減耗の要因になるものと考えられる。しかし，前述のように，本調査地においては冬季に北西からの季節風による波浪の影響が大きくなる。従って，波浪により引き起こされる漂砂の影響も，冬季に最も大きくなるものと予想される。春になると海況が比較的静穏になり，漂砂の影響も小さくなる。アカモクは，冬季に適度な攪乱により着生面が供給された後，春に成熟期を迎えることにより，入植の成功率と入植後の生残率が高くなり，安定的に群落を

維持できるものと考えられる

第5章　総合考察

我が国沿岸において，分布域が広く，最も一般的なガラモ場構成種であるアカモクについては，形態，雌雄性，成熟時期等の特性について，様々な種内変異があることが知られていた（吉田，1985，1998；奥田，1987，1991）。その中で成熟時期については，西日本の個体群は春季に，また北海道の個体群は夏季に成熟する（吉田，1998）ことから，その地理的変異は沿岸の水温環境の違いによるものであると考えられてきた（小河，1985）。しかし，一方で同一の海域においても成熟時期の異なる個体群が混在していることも報告され，多様な地域個体群の存在が示唆されてきたが，その実態は不明のままであった。

瀬戸内海の広島湾近傍海域は，成熟時期の異なるアカモク個体群の混在について，最も早くから報告されてきた海域である（高場，溝上，1982；奥田，1987）。本研究によって，同海域におけるこれらの個体群の生活史の季節的パターンの実態及び海域内における分布の傾向が初めて明らかにされた。すなわち，広島湾奥部の個体群は夏季に伸長期に入り秋季から冬季に成熟し，湾口・外部の個体群は秋季に伸長期に入り春季に成熟した。また近接する柳井湾においても同様に湾奥では秋季，湾外部では春季に成熟する個体群が見られた。湾奥部と湾口・外部の個体群間では，実験的な条件下における光周期をはじめとする環境要因への反応性が大きく異なっていた。また移植種苗や冷蔵・促成種苗の育成実験から，それぞれの成熟時期は比較的強固に「固定された」性質であることが明らかになった。これらのことから，個体群間の生活史の相違は遺伝的な分化の結果であり，それぞれの個体群を生態型と呼ぶことができる。これらの個体群に加え，広島湾の中央部には，両個体群の中間の成熟期を有する個体群の存在も示唆された。この個体群の特性がやはり遺伝的要因に決定されているのかどうかは今後の課題であるが，同海域のアカモクには，「秋季成熟」「春季成熟」といった分類以上に，多様性に富んだ個体群が存在している可能性がある。

海藻類における生態型の分化については，生育地の温度環境によるもの（Breeman and Pakker, 1994），栄養塩環境によるもの（Espinoza and Chapman, 1983）等，様々な要因によるものが報告されている．ホンダワラ類においては，波浪環境の違いによる形態の分化（Paula and Oliveira, 1982）や，生育水深の違いによる光合成能等生理特性の個体群間分化（Peckol and Ramus, 1985）について報告されている。個体群間における成熟時期の違いについても，比較的多くの種類について報告がなされている（大野ら，1990；栗原，飯間，1999）が，それらが遺伝的な分化によるものであるかどうかは多くの場合確認されていない。我が国のホンダワラ類においては，特に外見で目立ちやすい形態の変異が多くの種類において観察されており（吉田，1985），多様な地域個体群の存在について示唆されてきたが，体系だった研究はほとんどなされていない。他の水産生物においては，遺伝子解析や生化学的な手法の導入により，系群解析や種内の遺伝的多様性について明らかにされつつあるが，ホンダワラ類については未だ種レベルの判別に留まっている。近年，遺伝資源の多様性の保存について関心が高まっているが，沿岸生態系の重要な1次生産者であり，多くの海洋生物に重要な生息場を提供しているホンダワラ類について，その遺伝的多様性の解明は急務と考える。

前述のように，本研究において，生活史の異なるアカモク個体群間に特に光周期への反応性の違いが観察された。春季に成熟する個体群においては，その生活史の進行は光周期に制御されているところが大きいと考えられた。すなわち，茎の伸長の開始，すなわち初期成長期から伸長期への移行については中日もしくは短日条件下でのみ起こり，生殖器床の形成の開始は長日条件下で促進される傾向があった。一方，秋季から冬季に成熟する個体群においては，その生活史の進行は光周期に直接的に影響されることは少なく，その生活史を進行において自律性を有していると考えられた。

Lüning and tom Dieck（1989）は，海藻類の生活史とそれを制御している環境要因についての総説をまとめている。彼らは，生物の生活史と環境要因との関係を，次の3型に分類した。タイプ1：栄養の供給や好適な温度・光量条件等，生理的に満たされることが必要な環境要因（primary factor）が，直接的に生物の生理活動に作用し，成長・成熟の開始を制御している場合。環境条件の変動が比較的不規則な場所に生育する生物に見られる。タイプ2：日長時間や水温の変動等，季節的に変動する環境要因が「引き金（environmental trigger）」として作用し，生物の生活史を制御している場合。生物がその生活史において発達段階（developmental stages）を有し，ステージ間の進行に比較的長期の準備期間を必要とする場合が多い。生物側においては，日長の変化等をtriggerとして利用することにより，環境の変化について予測ができ，成長・成熟を開始することができる　タイプ3：生物側が内在の概年リズムを有し，日長条件等季節的に規則

正しく変動する環境要因を同調因子として，その生活史を自律的に進行させている場合。3つのタイプの中では最も進化したタイプとされており，動物類の多くの季節的行動等に見られる。

海藻類においては長い間ほとんどの種類がタイプ2に属するとされてきた（Lüning and tom Dieck, 1989）。しかし，近年多年生のケルプの仲間において，その成長に内在性の概年リズムが確認され，タイプ3に属することが示唆された（tom Dieck, 1991；Lüning and Kadel, 1993）。また海藻類のみでなく，単一条件下で培養を続けている渦鞭毛藻類や糸状性の緑藻類についても，その増殖やシスト形成に概年リズムが観察されている（Costas and Varela, 1989；Costas and Lopez Rodas, 1991）。

アカモクについては，本研究中で実施した実験の結果を考察する限り，光周期によりその生活史がある程度制御されている春季に成熟する個体群はタイプ2に，またある程度自律性を有している秋季から冬季に成熟する個体群はタイプ3に属しているように感じられる。このように同種の個体群間において，その生活史の進行の背後に異なる機構が作用しているというのは，奇異に感じられる。しかし，葉状部の成長が年周リズムを示す *Laminaria setchellii* においても，子嚢斑の形成は成長とは関係なく短日条件下で起こることが報告されている（tom Dieck, 1991）。また，数種のケルプの仲間で実験的に概年リズムの存在を調べた Lüning and Kadel（1993）は，*Pterygophora californica* の成長には明瞭な概年リズムが確認されたが，*Agarum cribrosum*, *Pleurophycus gardneri*, *Laminaria saccharina*, *L. bongardiana* 等の成長には概年リズムは実証されず，単純な光周期反応によるものであろうと推測している。従って，近縁種間においてもその生活史の背後に異なる生理的機構が作用していること，また時には同種内においても，成長と成熟を制御している機構が異なっている可能性が示されている．アカモクが，それぞれの生育地において異なる選択的圧力を受けてきた結果，異なる生理的機構を獲得し，生活史のパターンを分化させた可能性はあると思われる。

ただし，内在性の概年リズムを有していることを実験的に確かめるためには，季節の変化を感知できない定常環境下におき，成長等が12ヶ月に近い free-runnnig rhythm を示すかどうか確認しなければならない（tom Dieck, 1991）。本研究においては free-runnnig rhythm に関する厳密な検討はしていないので，秋季から冬季に成熟するアカモクがタイプ3に属するものか，確証を得たわけではない。仮に内在性のリズムを有しているとすると，ケルプ類と同じく日長の変化を同調因子としている可能性が大きいと思われる。アカモクだけでなく，ホンダワラ類の他種についても，その明瞭な生活史の季節的パターンに内在性の概年リズムが作用しているかどうか，今後検討すべきであろうと考えられる。

また春季に成熟する個体群においては，その生活史はある程度光周期に制御され，タイプ2に属していると考えられた。多くの海藻類では，光周期に対してタイプ2型の反応を示すとされているが，その機構が陸上植物と同様のものであるか，興味がもたれている。ホンダワラ類では，タマハハキモクがやはり短日条件下で茎を形成・伸長する（Uchida *et al.*, 1991）が，暗期中に短時間光照射する night-break が茎の形成を阻害し，現象面においては陸上植物の光周性との類似が指摘されている（Hwang and Dring, 2002）。今後は光レセプターの探索等，「光周性」の生理機構を解明する必要性が指摘されているが（Dring, 1988；Hwang and Dring, 2002），培養下で速やかに成長するアカモクは，研究の素材として極めて適していると思われる。

今回の研究において，水温及び栄養塩等が，「引き金」としてアカモクの成長・成熟の開始を制御している可能性は低いと考えられた。しかし，これらの環境要因は成長・成熟を果たす上で生理的に充足されるべき重要な環境要因であり，Lüning and tom Dieck（1989）の分類によれば primary factor である，ということができる。今回2－1節にて観察したように，ホンダワラ類の成長については大きな年変動があり，また成熟についても若干季節的に遅れる場合がある。また夏季の高水温環境や浮泥の被覆が，アカモクの成長に影響を及ぼすことも示唆された。近年環境問題への関心が高まると同時に，沿岸域における藻場の役割の重要性がますます強調されるようになっている一方，埋め立てや海域汚濁，また「磯焼け」による藻場の衰退は各地で依然として続いている（寺脇ら，2002）。特に「磯焼け」については，高水温化の影響や栄養塩不足等に加え，ウニや藻食魚類による食害の影響が重大になりつつあり（藤田，2002），早急な対策が求められている。対象となる藻場海藻の生活史を制御している「trigger」の解明，また各発育ステージにおける生理的必要条件，すなわち「primary factor」の定量的な評価等は，モニタリングを含めた藻場の維持管理において極めて重要である。これらの成長・成熟に関わっている要因を知ることにより，人為的な成熟誘導等の新しい増殖技術の開発につながる可能性もある。

本研究において，広島湾及びその近傍海域内におけ

るアカモク個体群間の生活史の相違が，遺伝的分化によるものであることが明らかになった。今回調査した距離にして数十キロ以内の極めて近接した生育地間においても，水温・塩分・栄養塩濃度，波浪等に関して環境傾度が存在しているが　どのような要因がその分化に作用しているのかについては，残念ながら必ずしも明瞭な解答を出せなかった。生態型が生じるためには，両者を分かつそれぞれの生育地における選択的圧力が，遺伝子交流による同化圧力を上回る必要がある。今回調べたアカモクの個体群間では，成熟時期にずれはあるものの，生殖隔離は起こっていない可能性も考えられる。Uchida and Arima（1993）は，実験室内で成長・成熟を制御した「春に成熟する」アカモクと「秋に成熟する」アカモクを交配させ，Ｆ１を育成している。それぞれの生育地が近いため，両個体群における「晩生」個体と「早生」個体との間で，交配が自然に起こっている可能性も否定できない。

第４章において，異なる生活史特性を持つアカモク個体群が，それぞれの生育地において，他海藻との基質上の空間をめぐる競合や，波浪・漂砂等の物理的攪乱の影響により，群落の維持形成に成功している様子が明らかにされた。春季に成熟する個体群にとって，冬季の物理的攪乱による基質上の空隙地の形成が群落の形成・維持に重要であった。一方，秋季に成熟する個体群の生育地における冬季の攪乱は小さく春季に空隙地は形成されづらいが，秋季には他海藻との基質を巡る競合が軽減される等，何らかの理由により着生の確率が高くなること，また続く冬季の静穏により初期成長期の減耗が小さく抑えられることが，群落形成に有利に働くことが考えられた。このような生育地の生態学的条件が，選択的圧力となっている可能性を検討することが重要であると思われる。１年生のアカモクにとって，群落が毎年維持されるためには，新規個体が入植に成功し，発芽して生残することが，生活史の中で最も重要である。従って，その成功率が最も高い時期に成熟期を迎えるのが，戦略的に好ましい。アカモクは大型褐藻類の中では，遷移の初期段階に出現する種類であり，他の多年生の種類に比べ，漂砂等による物理的攪乱の比較的大きい場所に群落を形成するとされる（今野，1985；新井，1988；Terawaki *et al.*, 2000）。その生育地において，物理的攪乱が小さいと多年生の海藻類に遷移が進行し，大きすぎるとより小型の短命海藻に遷移が退行する（Terawaki *et al.*, 2000）。従って，その生態的地位はある意味で不安定であり，成熟時期に flexibility を有することによって群落を拡大する機会を増やしているものとも考えられる。

ホンダワラ類は極めて大きな１次生産力を有し，またガラモ場の立体構造は，多くの生物に生息の場を提供する。また，何らかの理由により基質から流失した後も，流れ藻として重要な生態学的役割を果たす。本研究において観察された生活史の異なるアカモク個体群間においては，その生産力，現存量の年間の極大に達する時期が異なっており，他の生態系構成要員に与えている影響が異なっている可能性がある。今後は，それぞれの生育地において果たしている藻場としての機能を明らかにし，多様な沿岸生態系の創出に向けて，基礎的知見を集積する必要があると思われる。

謝　辞

本研究を進めるにあたり，御助言，校閲の労を賜った京都大学大学院農学研究科応用生物科学専攻海洋微生物学分野教授の中原紘之博士に深謝いたします。また，論文をまとめるにあたって御鞭撻いただいた同分野の今井一郎博士，鰺坂哲朗博士に感謝します。また，研究手法・結果について議論いただいた独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所生産環境部長の井関和夫博士，同部藻場・干潟環境研究室長の寺脇利信博士，吉川浩二氏をはじめとする方々，また研究を始める端緒をいただいた同研究所化学環境部長の有馬郷司氏，北海道区水産研究所海区水産業研究部長の内田卓志博士に深謝いたします。また多くの調査に同行いただき作業を補助いただくとともに，研究遂行の上で貴重な御助言をいただいた九州大学名誉教授の奥田武男博士，調査に御協力いただいた株式会社海藻研究所の新井章吾氏，海洋科学技術センターの内村真之博士，石巻専修大学講師の玉置仁博士，瀬戸内海区水産研究所の新村陽子博士，水産大学校講師の村瀬昇博士，同校の原口展子氏，調査船「せと」船長の後藤幹夫氏に深謝いたします。また，調査を行うに当たり，色々と御便宜いただいた大野町漁業協同組合，阿多田島漁業協同組合，柱島漁業協同組合，東和町漁業協同組合，柳井市漁業協同組合，平郡漁業協同組合の皆さんに感謝いたします。最後に，種々の作業に御助力いただいた奥新美鈴，中曽恭子両氏に深く感謝いたします。

文　献

鰺坂哲朗，1997：熱帯域でのホンダワラ類個体群の成熟時期の変動とその要因について．月刊海洋科学，29，462-466.

新井朱美，三浦昭雄，1991：オオバモク幼体の生長

におよぼす塩分と照度の影響. 水産増殖, **39**, 315-319.

新井朱美, 新井章吾, 三浦昭雄, 1985：千葉県小湊におけるウミトラノオの生長と成熟. 藻類, **33**, 160-166.

新井章吾, 1988：磯根生物と住み場環境の安定性. 月刊海洋科学, **20**, 355-362.

新井章吾, 新井朱美, 1984：海藻の遷移に及ぼす採食の影響 Ⅰ. 藻類, **32**, 43-51.

Bird N. L. and McLachlan J., 1976：Control of formation of receptacles in *Fucus distichus* L. subsp. *distichus* (Phaeophyceae, Fucales). *Phycologia*, **15**, 79-84.

Breeman A. M. and Pakker H., 1994：Temperature ecotypes in seaweeds: adaptive significance and biogeographic implications. *Bot. Mar.*, **37**, 171-180.

Chapman A. R. O. and Craigie J. S., 1977：Seasonal growth in *Laminaria longicruris*：Relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Mar. Biol.*, **40**, 197-205.

Chapman A. R. O. and Craigie J. S., 1978：Seasonal growth in *Laminaria longicruris*：Relations with reserve carbohydrate storage and production. *Mar. Biol.*, **46**, 209-213.

Chapman A. S. and Fletcher R. L., 2002：Differential effects of sediments on survival and growth of *Fucus serratus* embryos (Fucales, Phaeophyceae). *J. Phycol.*, **38**, 894-903.

Conolly N. J. and Drew, E. D., 1985：Physiology of *Laminaria* Ⅲ. Effect of a coastal eutrophication gradient on seasonal patterns of growth and tissue composition in *L. digitata* Lamour. and *L. saccharina* (L.) Lamour. *P.S.Z.N.I. Marine Ecology*, **6**, 181-195.

Costas E. and Lopez Rodas V., 1991：Evidence for an annual rhythm in cell ageing in *Spirogyra insignis* (Chlorophyceae). *Phycologia*, **30**, 597-599.

Costas E. and Varela M., 1989：A circannual rhythm in cysts formation and growth rates in the dinoflagellate *Scripsiella trochoidea* stein. *Chronobiologia*, **16**, 265-270.

Creed J. C., Norton T. A. and Kain J. M., 1997：Intraspecific competition in *Fucus serratus* germlings：The interaction of light, nutrients and density. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **212**, 211-223.

De Ruyter van Steveninck E. D. and Breeman A. M., 1987：Population dynamics of a tropical intertidal and deep-water population of *Sargassum polyceratium* (Phaeophyceae). *Aquatic Botany*, **29**, 139-156.

Devinny J. S. and Volse L. A., 1978：Effects of sediments on the development of *Macrocystis pyrifera* gametophytes. *Mar. Biol.*, **48**, 343-348.

De Wreede R. E., 1976：The phenology of three species of *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta) in Hawaii. *Phycologia*, **15**, 175-183.

De Wreede R. E., 1978：Growth in varying culture conditions of embryos of three Hawaiian species of *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta). *Phycologia*, **17**, 23-31.

Deysher L. E., 1984：Reproductive phenology of newly introduced populations of the brown alga, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. *Hydrobiologia*, **116/117**, 403-407.

Dring M. J., 1988：Photocontrol of development in Algae. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **39**, 157-174.

Espinoza J. and Chapman A. R. O., 1983：Ecotypic differentiation of *Laminaria longicruris* in relation to seawater nitrate concentration. *Mar. Biol.*, **74**, 213-218.

Espinoza J. and Rodriguez H., 1987：Seasonal phenology and reciprocal transplantation of *Sargassum sinicola* Setchell et Gardner in the southern Gulf of California. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **110**, 183-195.

Flores-Moya A., Fernandez A. and Niell F. X., 1995：Seasonal variations of photosynthetic pigments, total C, N, and P content, and photosynthesis in *Phyllariopsis purpurascens* (Phaeophyta) from the strait of Gibraltar. *J. Phycol.*, **31**, 867-874.

藤田大介, 2002：磯焼けの現状. 水産工学, **39**, 41-46.

Gágne J. A., Mann, K. H. and Chapman A. R. O., 1982：Seasonal patterns of growth and storage in *Laminaria longicruris* in relation to differing patterns of availability of nitrogen in the water. *Mar. Biol.*, **69**, 91-101.

Hales J. M. and Fletcher R. L., 1989：Studies on the recently introduced brown alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. IV. The effect of temperature, irradiance and salinity on gremling growth. *Bot. Mar.*, **32**, 167-176.

Hales J. M. and Fletcher R. L., 1990：Studies on the

recently introduced brown alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. V. Receptacle initiation and growth, and gamete release in laboratory culture. *Bot. Mar.*, **33**, 241-249.

Hanisak M. D., 1979 : Nitrogen limitation of *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* as determined by tissue analysis. *Mar. Biol.*, **50**, 333-337.

Hanisak M. D., 1983 : The nitrogen relationships of marine macroalgae, in "Nitrogen in the marine environment" (ed. by Carpenter E.J. and Capone D. G.), Academic Press, Inc., pp. 699-730.

Henley W. J. and Dunton, K. H., 1995 : A seasonal comparison of carbon, nitrogen, and pigment content in *Laminaria solidungula* and *L. saccharina* (Phaeophyta) in the Alaskan Arctic. *J. Phycol.*, **31**, 325-331.

Henry E. C. 1988 : Regulation of reproduction in brown algae by light and temperature. *Bot. Mar.*, **31**, 353-357.

本多正樹，奥田武男，1989：秋に成熟するアカモクの卵放出，胚発生および光合成速度の季節変化．藻類，**37**，46-52.

Hwang E. K. and Dring M. J., 2002 : Quantitative photoperiodic control of erect thallus production in *Sargassum muticum*. *Bot. Mar.*, **45**, 471-475.

五十嵐輝夫，蔀　太郎，1995：松島湾でみられたアカモクの冬季成熟群．宮城水セ研報，**14**，11-15.

池原宏二，1987：日本海沿岸における食用としてのホンダワラとアカモク．藻類，**35**，233-234.

猪野俊平，1947：海藻の発生，北隆館，東京，239pp.

井関和夫，2003：地球温暖化の本質と水産業等への影響予測．水産海洋研究，**67**，261-263.

岩波生物学辞典，1996：第４版，岩波書店，東京，pp.2027.

片田実，1963：海藻の生活形と遷移．日水誌，**29**，798-808.

環境庁，1988：瀬戸内海の環境　－瀬戸内海環境情報基本図－．pp.67.

Kilar J. A., 1992 : Seasonal and between-plant variability in the morphology of *Sargassum mathiesonii* sp. nov. (Phaeophyta) from the Gulf of Mexico. *J. Phycol.*, **28**, 114-126.

Kilar J. A. and Hanisak D., 1988 : Seasonal patterns of morphological variability in *Sargassum polyceratium* (Phaeophyta). *J. Phycol.*, **24**, 467-473.

河本良彦，富山　昭，1968：ホンダワラ類の増殖に関する研究－Ｉ　クレモナ化繊糸による採苗，培養について．水産増殖，**16**，87-95.

今野俊徳，1985：ガラモ場・カジメ場の植生構造．月刊海洋科学，**175**，57-65.

栗原　暁，飯間雅文，1999：長崎県南部におけるウミトラノオ個体群の成長と成熟．藻類，**47**，179-186.

Lüning K., 1980 : Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three *Laminaria species* (Phaeophyceae). *J. Phycol.*, **16**, 1-15.

Lüning K., 1986 : New frond formation in *Laminaria hyperborea* (Phaeophyta) : a photoperiodic response. *Br. Phycol. J.*, **21**, 269-273.

Lüning K., 1988 : Photoperiodic control of sorus formation in the brown alga *Laminaria saccharina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **45**, 137-144.

Lüning K. and Kadel P., 1993 : Daylength range for circannual rhythmicity in *Pterygophora californica* (Alariaceae, Phaeophyta) and synchronization of seasonal growth by daylength cycles in several other brown algae. *Phycologia*, **32**, 379-387.

Lüning K. and tom Dieck I., 1989 : Environmental triggers in algal seasonality. *Bot. Mar.*, **32**, 389-397.

丸伊　満，稲井宏臣，吉田忠生，1981：北海道忍路湾におけるホンダワラ類の生長と成熟について．藻類，**29**，277-281.

松永浩昌，船江克美，薄　浩則，1992：三枚底刺網を中心とした漁獲結果から見た造成ホンダワラ藻場域に蝟集する魚類について．南西水研報，**25**，21-42.

McCourt R.M., 1984 : Seasonal patterns of abundance, distributions, and phenology in relation to growth strategies of three *Sargassum* species. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **74**, 141-156.

水谷正紀，奥田武男，1992：アカモクとシダモクの交配．平成４年度日本水産学会秋季大会講演要旨集，pp.109.

Mukai H., 1971 : The phytal animals on the thalli of *Sargassum serratifolium* in the *Sargassum* region, with reference to their seasonal fluctuations. *Mar. Biol.*, **8**, 170-182.

村瀬　昇，2001：褐藻ノコギリモク *Sargassum macrocarpum* C. Agardh の生態学的研究．水産大学校研究報告，**49**，131-212.

Murase N. and Kito H., 1998 : Growth and maturation of *Sargassum macrocarpum* C. Agardh in

Fukawa Bay, the Sea of Japan. *Fish. Sci.*, **64**, 393-396.

Murase N., Kito H., Mizukami Y. and Maegawa M. 2000：Productivity of a *Sargassum macrocarpum* (Fucales, Phaeophyta) population in Fukawa Bay, Sea of Japan. *Fish. Sci.*, **66**, 270-277.

名畑進一，新原義昭，松谷 実，武井文雄，1981：利尻島におけるフシスジモク *Sargassum confusum* の生態．北水試研報，**23**，53-64.

中原紘之，1982：褐藻類の生活史 VI 世代間にみられる生理的な差異．海洋と生物，**23**，452-457.

中原紘之，1983a：褐藻類の生活史 X 個体群レベルでの生活史(1)．海洋と生物，**27**，291-297.

中原紘之，1983b：褐藻類の生活史 XI 個体群レベルでの生活史(2)．海洋と生物，**28**，380-387.

中原紘之，1984a：褐藻類の生活史 XIV 個体群をめぐって(1)．海洋と生物，**31**，144-149.

中原紘之，1984b：褐藻類の生活史 XV 個体群をめぐって(2)．海洋と生物，**32**，216-220.

中原紘之，1984c：褐藻類の生活史 XVIII 個体群をめぐって(5)．海洋と生物，**32**，216-220.

中原紘之，1986：褐藻類の生活史 XXIV 生物間の相互作用と生活史(5) 群落の遷移と安定性－3．海洋と生物，**32**，216-220.

難波信由，奥田武男，1992：福岡県津屋崎に生育するホンダワラ類5種の卵放出．日水誌，**58**，659-663.

難波信由，奥田武男，1993：褐藻ジョロモクとアカモク幼胚の低照度下の生長．日水誌，**59**，1289-1295.

新村陽子，内村真之，薄 浩則，吉川浩二，吉田吾郎，寺脇利信，2003：広島湾の藻場の外縁部における水環境と光透過．水産工学，**40**，7-14.

小河久朗，1982：ホンダワラ類の成熟に及ぼす温度の影響 I．ウミトラノオの造卵器．大槌臨海研究センター報告，**8**，13-19.

小河久朗，1983：ホンダワラ類の成熟に及ぼす温度の影響 II．アカモクの造卵器．大槌臨海研究センター報告，**9**，35-42.

小河久朗，1985：ホンダワラ類の成熟・発生と環境．月刊海洋科学，**17**，26-31.

小河久朗，1986：海藻の初期発生に及ぼす温度と塩分濃度の影響 II．アカモクの仮根形成．藻類，**34**，137-141.

小河久朗，金谷夏広，木内悦子，1995：エゾノネジモクの仮根形成に及ぼす温度と塩分の影響．水産増殖，**43**，445-448.

大野正夫，1985：概論：ガラモ場．－その環境と水産資源的効用－ 月刊海洋科学，**17**，4-10.

Ohno M., 1993：Succession of seaweed communities on artificial reefs in Ashizuri, Tosa Bay, Japan. *Kor. J. Phycol.*, **8**, 191-198.

大野正夫，寺脇利信，本多正樹，1990：南日本のがらも場の生態と藻場造成．沿岸海洋研究ノート．**27**，127-135.

奥田武男，1987：アカモクにおける雌雄同株個体と秋季の成熟．藻類，**35**，221-225.

奥田武男，1990：シダモク及びアカモクの2型における分布と形態．南西海ブロック藻類研究会誌，**10**，59-60.

奥田武男，1991：アカモク・シダモク複合体について；分布、形態、雌雄性．南西海ブロック藻類研究会誌，**11**，49-51.

Okuda T. and Satoh Y., 1989：Conceptacular development in *Sargassum filicinum* and autumnal *S. horneri* (Phaeophyceae). *Jpn. J. Phycol.*, **37**, 279-283.

Park C.S., Hwang E.K., Yi Y.H. and Sohn C.H., 1995：Effects of daylength on the differentiation and receptacle formation of *Hizikia fusiformis* (Harvey) Okamura. *Korean J. Phycol.*, **10**, 45-49.

Paula E. J. De and Oliveira F. E. C. De, 1982：Wave exposure and ecotypical differentiation in *Sargassum cymosum* (Phaeophyta, Fucales). *Phycologia*, **21**, 145-153.

Peckol P. and Ramus J., 1985：Physiological differentiation of North Carolina nearshore and offshore populations of *Sargassum filipendula* C. Ag. *Bot. Mar.*, **28**, 319-325.

Preeprame S., Hayashi K., Lee J.-B., Sankawa U. and Hayashi T., 2001：A novel antivirally active fucan sulfate derived from an edible brown alga, *Sargassum horneri*. *Chem. Pharm. Bull.*, **49**, 484-485.

Prince J. S. and O' Neal S. W., 1979：The ecology of *Sargassum pteropleuron* Grunow (Phaeophyta, Fucales) in the waters off South Florida I. Growth, reproduction and population structure. *Phycologia*, **18**, 109-114.

Rosell K.-S. and Srivastava L. M., 1985：Seasonal variations in total nitrogen, carbon, and amino acids in *Macrocystis integrifolia* and *Nereocystis luetkeana* (Phaeophyta). *J. Phycol.*, **21**, 304-309.

沢田武男，1955：シダモクに関する二三観察．九州大学農学部学芸雑誌，**15**，71-76.

芹澤如比古，大野正夫，1995．土佐湾の内湾域に設置

した人工礁上の海藻類の遷移．水産増殖，**43**，437-443.

Serisawa Y., Taino S., Ohno M. and Aruga Y., 1998：Succession of seaweeds on experimental plates immersed during different seasons in Tosa Bay, Japan. *Bot. Mar.*, **41**, 321-328.

新村　巌，1983：南日本における藻場造成技術と問題点．水産の研究，**2**，67-71.

高場　稔，溝上昭男，1982：安芸灘西部黒島におけるガラモ藻場の季節的消長と垂直分布．広水試研報.，**12**，33-44.

谷口和也，1996：牡鹿半島沿岸における漸深帯海藻群落の一次遷移．日水誌，**62**，765-771.

谷口和也，山田悦正，1978：能登飯田湾の漸深帯における褐藻ヤツマタモクとノコギリモクの生態．日水研報，**29**，239-253.

谷口和也，山田秀秋，1988：松島湾におけるアカモク群落の周年変化と生産力．東北水研報，**50**，59-65.

Tatewaki M., 1966：Formation of a crustaceous sporophyte with unilocular sporangia in *Scytosiphon lomentaria*. *Phycologia*, **6**, 62-66.

寺脇利信，1985：ホンダワラ類の初期形態形成．月刊海洋科学，**17**，18-25.

寺脇利信，1986：三浦半島小田和湾におけるアカモクの成長と成熟．水産増殖，**33**，177-181.

寺脇利信，後藤　弘，1986：三浦半島小田和湾におけるオオバモクの成長と成熟．水産増殖，**34**，141-146.

寺脇利信，新井章吾，敷田麻実，2002：藻場の保全・再生．緑の読本，**64**，61-67.

寺脇利信，野沢治治，新村　巌，1983：ホンダワラ類の初期形態形成に関する研究－Ⅲ　アカモク．藻類，**31**，97-101.

寺脇利信，吉田吾郎，玉置　仁，薄　浩則，1998：広島湾の石積み護岸マウンド沿いに成立した海草・藻類植生．南西水研報，**31**，13-18.

寺脇利信，吉田吾郎，吉川浩二，有馬郷司，1996：瀬戸内海西部における基面の高さ別のホンダワラ植生の観察．南西水研報，**29**，49-58.

Terawaki T., Yoshida G., Yoshikawa K., Arai S. and Murase N., 2000："Management-free techniques" for the restoration of *Sargassum* beds using subtidal concrete structures on sandy substratum along the coast of the western Seto Inland Sea, Japan. *Environmetal Science*, **7**, 165-175.

寺脇利信，吉川浩二，吉田吾郎，内村真之，新井章吾，2001：広島湾における大型海藻類の水平・垂直分布様式．瀬戸内海水研報，**3**，73-81.

徳田　廣，大野正夫，小河久朗，1987：海藻資源養殖学，緑書房，東京，pp.354.

tom Dieck I., 1991：Circannual growth rhythm and photoperiodic sorus induction in the kelp *Laminaria setchellii* (Phaeophyta). *J. Phycol.*, **27**, 341-350.

月舘潤一，1985：ガラモ場の造成．月刊海洋科学，**17**，44-49.

Uchida T., 1993：The life cycle of *Sargassum horneri* (Phaeophyta) in laboratory culture. *J. Phycol.*, **29**, 231-235.

Uchida T. and Arima S., 1993：Crossing experiments between autumn- and spring- fruiting type of *Sargassum horneri* (Phaeophyta). *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59**, 1685-1688.

Uchida T., Yoshikawa K., Arai A. and Arai S., 1991：Life-cycle and its control of *Sargassum muticum* (Phaeophyta) in batch cultures. *Nippon Suisan Gakkaishi*. **57**, 2249-2253.

Uchiyama S. and Yamaguchi M., 2002：Stimulatory effect of *Sargassum horneri* extract on bone formation in rat femoral-diaphyseal and -metaphyseal tissues in vitro. *J. Health Science*, **48**, 148-153.

Umezaki I., 1974：Ecological studies of *Sargassum thunbergii* (Mertens) O. Kuntze in Maizuru Bay, Japan Sea. *Bull. Bot. Mag. Tokyo*, **87**, 285-292.

Umezaki I., 1983：Ecological studies of *Sargassum miyabei* Yendo in Maizuru Bay, Japan Sea. Bull. *Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **49**, 1825-1834.

Umezaki I., 1984a：Ecological studies of *Sargassum horneri* (Turner) C. Agardh in Obama Bay, Japan Sea. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **50**, 1193-1200.

Umezaki I., 1984b：Ecological studies of *Sargassum hemiphyllum* C. Agardh in Obama Bay, Japan Sea. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **50**, 1677-1683.

Umezaki I., 1985a：Growth of the stem in *Sargassum ringgoldianum* Harv. subsp. *coreanum* (J. Ag.) Yoshida in Obama Bay, Japan Sea. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **51**, 1441-1445.

Umezaki I., 1985b：Growth of the primary laterals in *Sargassum ringgoldianum* Harv. subsp. *coreanum* (J. Ag.) Yoshida in Obama Bay, Japan Sea. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **52**, 957-963.

梅崎　勇，1985：ホンダワラ群落の周年変化．月刊海

洋科学, **17**, 32-37.

Umezaki I., 1986：Growth of the primary laterals in *Sargassum ringgolodianum* Harv. subsp. *coreanum* (J.Ag.) Yoshida in Obama Bay, Japan Sea. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **52**, 957-963.

綿貫 啓, 山本秀一, 1988：海岸構造物への海藻類の着生. 月刊海洋科学, **20**, 388-394.

山田秀秋, 河村知彦, 浅野昌充, 谷口和也, 1992：牡鹿半島沿岸漸深帯に設置した人工岩礁上における海藻群落の遷移. 東北水研報, **54**, 89-95.

山口県内海水産試験場, 1974：人工種苗によるアカモク場造成について. 栽培技研, **3**, 133-142.

山本智子, 濱口昌巳, 吉川浩二, 寺脇利信, 1999：植生の異なる実験藻場における生物群集の決定要因. 水産工学, **36**, 1-10.

Yamauchi K., 1984：The formation of *Sargassum* beds on artificial substrata by transplanting seedlings of *S. horneri* (Turner) C. Agardh and *S. muticum* (Yendo) Fensholt. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **50**, 1115-1123.

吉田吾郎, 有馬郷司, 内田卓志, 1995：褐藻アカモクの初期生長に及ぼす日長, 照度, 水温の影響. 南西水研報, **28**, 21-32.

吉田吾郎, 吉川浩二, 寺脇利信, 2000：低温保存したアカモク幼胚の発芽率と成長. 日水誌, **66**, 739-740.

吉田範秋, 1977：アカモク幼胚の散布範囲と生育幼体の減耗. 昭和49, 50, 51年度増養殖に関する研究報告－Ⅲ. 長崎県水産試験場増養殖研究所, p.107-112.

吉田範秋, 西川 博, 1974：藻場造成に関する研究. 昭和48年度増養殖に関する研究報告－Ⅱ. 長崎県水産試験場増養殖研究所, p.117-124.

Yoshida T., 1983：Japanese species of *Sargassum subgenus* Bactrophycus (Phaeophyta, Fucales). *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Series V (Botany)*, **13**, 99-246.

吉田忠生, 1984a：ホンダワラ類の分類と分布Ⅰ概説. 海洋と生物, **34**, 336-340.

吉田忠生, 1984b：ホンダワラ類の分類と分布Ⅱ亜属の区分と Bactrophycus 亜属. 海洋と生物, **35**, 432-438.

吉田忠生, 1985：ホンダワラ類の分類と分布(3) Bactrophycus 亜属の節. 海洋と生物, **36**, 24-27.

吉田忠生, 1998：新日本海藻誌, 内田老鶴圃, 東京, pp.1222.

吉川浩二, 1985：ホンダワラ藻場造成に関する研究—Ⅰヤツマタモク親藻移植による藻場造成. 南西水研報, **18**, 15-23.

吉川浩二, 1987：ホンダワラ藻場造成に関する研究—Ⅲ幼胚集積法によるヤツマタモク群落の形成. 南西水研報, **20**, 137-146.

吉川浩二, 月舘潤一, 1987：周年藻場形成の管理技術. 近海漁業資源の家魚化システムの開発に関する総合研究, 南西海区水産研究所, P.1-16.

四井敏雄, 中村伸司, 前迫信彦, 1984：長崎県野母崎沿岸におけるホンダワラ類8種の成熟期. 長崎県水産試験場研究報告, **10**, 57-61.

水研センター研報，第15号，127－128，平成17年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 15, 127-128, 2005

和文要旨

奥日光湯川におけるキャッチアンドリリース（C＆R）制導入効果

北村　章二　（中央水産研究所）
生田　和正　（中央水産研究所）
鹿間　俊夫　（中央水産研究所）
中村　英史　（中央水産研究所）
鈴木　幸成　（株式会社地球丸）
棟方　有宗　（宮城教育大学教育学部）

2002年度から全域キャッチアンドリリース（C&R）制となった湯川において，C&Rによる魚類資源維持効果の判定を目的として釣り人へのアンケート調査及び釣魚期間前後における資源調査を2002年と2003年に行った。C&R制導入前の2001年と比較すると，釣魚者は27.4%（2002年）及び34.2%（2003年）増加し，フライ釣り人の割合はそれぞれ83.8%及び88.1%に増加した。時間当たり釣獲率も2003年には1.21と有意に上昇した。また，両年とも釣魚期間前よりも釣魚期間後にカワマス資源量が増加していた。これらから，元々C&Rを基本とするフライ釣りの割合の高かった湯川におけるC&R制の導入は，釣魚者には好意的に受け入れられ，カワマス資源の維持に効果的であったことが示された。

No. 15, 1-10（2005）

はえなわ操業における小型水深水温計SBT-500観測データのデータベース化

松本　隆之　（遠洋水産研究所）
余川浩太郎　（遠洋水産研究所）
稲掛　伝三　（遠洋水産研究所　海洋研究グループ）
水野　恵介　（水産工学研究所　（独）海洋研究開発機構　地球環境観測センター）
石原　靖文　（日本NUS）

はえなわ操業における、小型水深水温計SBT-500の観測データおよび関連するデータのデータベースシステムを構築した。データベース化の目的は、さまざまな分野の解析に使えるよう、SBT-500の観測データおよび関連するデータ、例えば航海、操業、漁具、漁獲生物、センサーのキャリブレーション結果、海洋データを集約して一括管理することにある。データは、パソコン内で、個々のテーブルもしくはディレクトリーに保管され、相互リンクがかけられている。このデータベースを用いて、1）海洋学、2）漁獲物の釣獲水深、水温、時刻、3）はえなわ漁具の水中での形状が、時空間的に限られた少数のデータでなく、多数のデータを用いて解析することができる。これまでに2万件以上のデータが蓄積され、さらに多くのデータを収集することにより、より信頼のおける解析ができると期待される。

No. 15, 11-25（2005）

広島湾における褐藻アカモクのフェノロジーとその個体群間分化に関する研究

吉田吾郎　（瀬戸内海区水産研究所）

褐藻ホンダワラ類のアカモクは我が国温帯域に広く分布する海藻であり，ガラモ場の主要構成種として沿岸域の生物生産において重要な役割を果たしている。本種には形態等様々な形質において多様性があることが知られているが，体系だった研究は行われていない。本研究においては，瀬戸内海・広島湾とその近傍海域において知られていたアカモクの個体群間における成熟時期の多様性について，それぞれの個体群の生理生態学的特性の把握から解明を試みた。その結果，個体群間に見られる成熟時期の変異は遺伝的な分化によるものであり，それぞれの個体群は生育地の生態学的環境に適応したecotypeであることが明らかとなった。以下に研究の概要を述べる。

1）個体群間における成長・成熟時期の変異

広島湾奥域の秋季成熟個体群と湾口域の春季成熟個体群の年間の成長・成熟時期について調査した。湾奥域個体群には夏以降，急速な茎の伸長による顕著な藻体全長の増加が見られ，12月に最大となった。生殖器床の形成は11月から開始され，放卵のピークは12月に起こり，1月には枯死が始まった。湾口個体群は秋から顕著な藻体の伸長が起こり，藻体全長は翌4月に最大となった。生殖器床の形成は冬季に開始されたが，放卵のピークは4月であった。藻体の伸長・成熟の開始は，同一個体群内ではほぼ同調しており，またそれぞれの年間の生活史において，初期成長期・伸長期・成熟期・枯死期の4つのステージが存在したが，湾奥と湾口の個体群間でそれぞれのステージのseasonalityには明瞭な差異が見られた。さらに広島湾奥～湾口・外の距離的勾配に伴う6つの調査地において，アカモク個体群の藻体の平均全長，成熟率の季節変化を調査した。全長が年間最大に達する時期と成熟盛期について，湾奥から湾口にかけて秋季～春季の季節的勾配が観察された。また広島湾に隣接する柳井湾においても湾奥・湾外の個体群間で同様のseasonalityの変異が見られ，移植実験などを通じ，それぞれのseasonalityは生育地の栄養塩等の環境要因には直接的な影響を受けない固定した性質であることが示唆された。

2）生活史の各ステージにおける環境要因への反応とその変異

秋季成熟・春季成熟アカモクの間で生活史の各ステージにおける環境要因への反応性を培養実験で調べ比較した。初期成長期における初期葉・仮根部の発達に及ぼす温度・光量の影響を調べた。両群ともそれぞれの部位の発達は20～25℃，100～200 $\mu Em^{-2}s^{-1}$が適していた。両群とも15℃以下では成長は温度制限となり，秋季成熟アカモクの冬季～春季に及ぶ長い初期成長期が，同時期の水温環境によるものであることが明らかとなった。伸長期に観察される急速な茎の伸長について，日長・温度の影響を両群で比較した。培養下で8時間～16時間の日長を試した結果，春季成熟アカモクの茎の伸長が12時間以下の日長で促進され，14時間以上の日長で抑制されるのに対し，秋季成熟アカモクは日長に関係なく茎を伸長させた。両群とも茎の伸長は16～24℃で良好であった（150 $\mu Em^{-2}s^{-1}$）が，光量が不足した場合（20 $\mu Em^{-2}s^{-1}$），16℃下でのみ健全な成長が見られた。成熟期における生殖器床の形成については，春季成熟アカモクの生殖器床の形成は長日条件下で促進される傾向があり，一方秋季成熟アカモクの生殖器床形成は日長には大きな影響を受けなかった。温度については，両群とも12～24℃の幅広い温度下で生殖器床の形成が開始されたが，光量が不足した場合，同範囲の温度においてより低い温度下でのみ生殖器床が形成された。

両群のアカモクの幼胚を4～8ヶ月間冷蔵し，屋外水槽で育成してそれぞれの対照種苗の成長・成熟と比較した。12月に採苗した秋季成熟アカモク，4月に採苗した春季成熟アカモクの冷蔵種苗とも，育成開始後それぞれの対照種苗に追随して成長し，育成期間と到達した藻体サイズに関わらず対照種苗と同時期（12月及び4月）に成熟した。

これらの結果より，春季・秋季成熟アカモクの成熟期はそれぞれにおいて「固定」した性質であり，春季成熟アカモクの生活史のseasonalityが日長により制御されているのに対し，秋季成熟アカモクのseasonalityはday-neutralであることが明らかとなった。

3）両群の群落形成をめぐる生育地の生態学的環境

広島湾奥域と湾口域の生育地において，両群の初期成長期から成熟期にいたるまでの個体の減耗過程を明らかにした。両群とも，発芽直後と伸長期の初期に大幅な減耗が見られたが，伸長期後期から成熟期にいたるまで大きな減耗は見られないことで共通していた。湾奥の秋季成熟個体群においては，初期成長期にあたる冬季～春季に減耗が比較的小さいことが，同所における群落成立を可能にしている要因の1つと考えられた。

それぞれの生育地において，実験基質を季節別に設置し，同上におけるアカモクを含む海藻群落の形成の様子を観察した。湾奥の秋季成熟アカモクの生育地においては，夏に設置した基質上には1年目にアナアオサが優占し，2年目以降はマクサ，ミゾオゴノリの多年生紅藻類が優占した。アカモクは秋季，タマハハキモクは冬季～春季に設置した基質で優占したが，タマハハキモクは1年で消失した。アカモクは2年目以降多年生紅藻類の先行入植した基質上での生育が見られず，基質をめぐる競合関係の存在が示唆された。一方，湾口域の春季成熟アカモクの生育地においては，設置季節に関係なく全ての基質上でアカモクが優占し，2年目以降もほぼ単一の優占群落が継続して形成された。同地では，冬季の風浪による漂砂などの適度な物理的攪乱により新規の着生面が付与されること，また春季の静穏な海況が入植したアカモク発芽体の生残に有利に作用し，優占群落が形成されていることが示唆された。

水産総合研究センター研究報告

Bulletin of Fisheries Research Agency

編集委員会

編集委員長　關　哲夫

編 集 委 員　松尾　豊，武内智行，白石　學，入江隆彦，魚住雄二，内田卓志，
玉井恭一，北川大二，杜多　哲

平成17年12月28日　発行

発　行　所　独立行政法人　水産総合研究センター
〒220-6115　神奈川県横浜市西区みなとみらい2-3-3　クィーンズタワーB　15階
Fisheries Research Agency
Queen's Tower B 15F, 2-3-3, Minato mirai, Nishi-ku, Yokohama, Kanagawa.
220-6115 Japan
http://www.fra.affrc.go.jp

発　行　者　川口恭一

印　刷　所　日昇印刷株式会社

ISSN 1346-9894

BULLETIN OF
FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. 15
December 2005

Bull.Fish.Res.Agen.

CONTENTS

Original Paper

Effect of catch-and-release (C&R) regulation in the Yukawa River
Shoji KITAMURA, Kazumasa IKUTA, Toshio SHIKAMA, Hidefumi NAKAMURA, Yukinari SUZUKI and Arimune MUNAKATA ……1

Technical Report

A database system for the data of small bathythermograph system SBT-500 observed during tuna longline operations
Takeyuki MATSUMOTO, Kotaro YOKAWA, Denzo INAGAKE, Keisuke MIZUNO and Yasufumi ISHIHARA ……11

Doctoral Thesis

Phenological differentiation among populations of Sargasso horneri (Fucales, Phaeophyta) in Hiroshima Bay, Seto Inland Sea, Japan
Goro YOSHIDA ……27

Abstracts (JAPANESE) ……127